

И. С. Беритовъ.

⑨

*Ueber die reziproke Innervation der Skelett-
muskeln der lokalen Strichnivergiftung des Rückenm.*

**Реципрокная иннервація скелетной мускулатуры
при локальномъ стрихнинномъ отравленіи
спинного мозга.**

J. S. Beritoff

Первое сообщеніе.

(Съ 15 фигурами въ текстѣ.)



Юрьевъ.

Типографія К. Маттисена.
1911.

1 - 10.11.11

C. S. Shengta

И. С. Беритовъ.

(9.)

**Реципрокная иннервація скелетной мускулатуры
при локальномъ стрихнинномъ отравленіи
спинного мозга.**

Первое сообщеніе.

(Съ 15 фигурами въ текстѣ.)



Юрьевъ.

Типографія К. Маттисена.

1911.



Оглавленіе.

	стр.
Введеніе	245
I. Рефлексъ потиранія на нормальной спинно-мозговой лягушкѣ .	251
II. Методика	259
III. Рефлексъ потиранія на спинно-мозговой лягушкѣ при отравленіи въ <i>pars brachialis</i>	263
IV. Рефлексъ потиранія на спинно-мозговой лягушкѣ при отравленіи въ области VI—VIII сегментовъ	275



Введеніе.

Природа стрихниннаго воздѣйствія на центральную нервную систему изучалась съ давнихъ поръ (Marshall Hall 1833, J. Müller 1835, Stannius 1837), но только въ послѣднее время считается болѣе или менѣе установленнымъ, что вліяніе стрихнина распространяется преимущественно на чувствующую половину спинного мозга, включая въ эту половину мозга и координирующіе механизмы рефлкторнаго аппарата. Вслѣдъ за предположеніемъ Verworn'a (1900)¹⁾, что стрихнинъ не распространяетъ своего вліянія на двигательные элементы спинного мозга, S. Baglioni²⁾ нашелъ возможность экспериментально провѣрить это предположеніе. Въ рядѣ статей, публикуемыхъ съ 1900 года, этотъ авторъ приходитъ все къ большому убѣжденію, что стрихнинъ специфически дѣйствуетъ на чувствующие элементы, или, какъ въ другихъ случаяхъ, онъ предпочитаетъ говорить, на координирующій механизмъ центральной нервной системы. Но

1) M. Verworn. „Zur Kenntnis der physiologischen Wirkung des Strychnins“. Archiv. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, S. 385.

2) S. Baglioni. „Physiologische Differenzierung verschiedener Mechanismen des Rückenmarkes“. Pflüger's Archiv. Suppl. Bd. 1900, S. 193. „Physiologische Eigenschaften d. sensiblen u. d. motorischen Rückenmarkselemente“. Zeit. f. allg. Phys. 1904. S. 112. „Physiologische Differenzierung verschiedener Mechanismen des Zentralnervensystems.“ Zeit. f. allg. Phys. 1905. S. 43. „Zur Analyse der Reflexfunktion. 1907. Wiesb. S. 57. Contributti alla fisiologia generale dei centri nervosi.“ Zeit. f. allg. Phys. 1909, S. 1.

тогда возникает другой вопрос. Въ чемъ выражается дѣйствіе стрихнина по отношенію къ этимъ координирующимъ элементамъ? Т. е. каково отношеніе стрихнина къ главнымъ процессамъ центральной нервной системы: возбуждающимъ и тормозящимъ, обусловливающимъ собою координирующую дѣятельность скелетной мускулатуры? Данныя Verworn'a и Baglioni въ этомъ отношеніи ничего опредѣленнаго не говорятъ.

Первое изслѣдованіе по этому вопросу принадлежит Sherrington'у, 1905¹⁾. Этотъ авторъ анализировалъ вліяніе стрихнина на рефлекторный аппаратъ, изучая рефлексъ на чисто-антагонистическихъ мышцахъ, при общемъ стрихнинномъ отравленіи животнаго (кошка, собака). Онъ остановился на одной части изъ группы *m. quadric.* (на *vastus medius*), представляющей собою чистый экстензоръ колѣннаго сустава. Этотъ экстензоръ при раздраженіи чувствующихъ нервовъ, вызывающихъ на нормальномъ животномъ сгибаемый рефлексъ, тормозится параллельно съ возбужденіемъ *semitendinosi* — флексора того-же сустава. И вотъ, при отравленіи животнаго стрихниномъ, Sherrington наблюдалъ, что при раздраженіи тѣхъ же нервовъ экстензоръ обнаруживаетъ не обычный эффектъ торможенія, а сокращеніе одновременно съ сокращеніемъ флексора. Отсюда онъ приходитъ къ выводу, что стрихнинное отравленіе производитъ превращеніе центральныхъ процессовъ торможенія въ процессы возбужденія, т. е. полное и существенное разстройство антагонистической — реципрокной — иннервации.

Между тѣмъ, наличность рефлекторныхъ торможеній и даже усиленіе ихъ при стрихнинномъ отравленіи съ оче-

1) Sherrington. „On reciprocal innervation of antagonistic muscles.“ — Eighth Note. Proc. of the Roy. Soc. Vol. 76—B. p. 287. 1905. — „Strychnine and reflex inhibition of Skeletal muscle.“ Journ. of Phys. Vol. 36, p. 185. 1907. — „Integrative Action of the Nervous system.“ pp. 105—111. New-York. 1906.

видностью были доказаны въ изслѣдованіи проф. Введенскаго на стрихнинизированномъ рефлѣкторномъ аппаратѣ лягушки. Этотъ авторъ обнаружилъ, что по минованіи спонтанныхъ судорогъ (въ фазѣ С опыта) „тетанизация чувствующаго нерва непосредственно за вызваннымъ начальнымъ сокращеніемъ производитъ тормозящее дѣйствіе на рефлѣкторный аппаратъ и при этомъ во всѣхъ частяхъ, ибо какой бы чувствующій нервъ мы ни избрали для приложенія пробнаго раздраженія, результатъ получится (и отъ него) тотъ же самый — подавленіе его эффе́кта“¹⁾. Изъ этихъ и другихъ данныхъ проф. Введенскаго слѣдуетъ, что на стрихнинизированномъ препаратѣ подобно тому, какъ возбужденіе выступаетъ въ видѣ общихъ сокращеній во всей скелетной мускулатурѣ, такъ и торможеніе при нѣкоторыхъ другихъ условіяхъ можетъ проявиться во всѣхъ частяхъ ея; и тогда если въ первомъ случаѣ могла бы идти рѣчь о превращеніи торможенія въ возбужденіе, то во второмъ, наоборотъ, должно предположить превращеніе возбужденія въ торможеніе.

Не менѣе значительна въ этомъ отношеніи совмѣстная работа проф. Введенскаго и кн. Ухтомскаго²⁾ о рефлѣксахъ антагонистическихъ мышцъ при электрическомъ раздраженіи чувствующихъ нервовъ. Изъ своихъ наблюденій надъ антагонистической иннервацией мышцъ на стрихнинизированныхъ кошкахъ, они устанавливають такой фактъ: „На нормальномъ животномъ раздраженіе nn. ulnaris, poplitei ext., sapheni int. и suralis int. вызываетъ всегда болѣе или менѣе сильное возбужденіе флексора (semitendinosus) и, параллельно съ этимъ, болѣе или менѣе значительное расслабленіе экстензора (rectus femoris) послѣ короткаго и слабаго его

1) Проф. Введенскій. „Возбужденіе и торможеніе рефлѣкторнаго аппарата при стрихнинномъ отравленіи.“ Работы Физиолог. Лаборат. СПб. Университета. I. СПб. 1906, стр. 35.

2) Н. Е. Введенскій и кн. А. А. Ухтомскій. „Рефлѣксы антагонистическихъ мышцъ при электрическомъ раздраженіи чувствующаго нерва.“ Раб. Физиол. Лаб. СПб. Университета. III. СПб. 1908.

сокращенія въ началѣ; на стрихнинизированномъ животномъ выступаетъ, наоборотъ, на первый планъ положительная реакція экстензора, въ то время какъ на флексорѣ положительная реакція отступаетъ, какъ бы на задній планъ.“ На основаніи этого наблюденія авторы приходятъ къ выводу, что „между нормальными и стрихнинизированными животными нѣтъ глубокаго, такъ сказать принципиальнаго различія, а дѣло сводится лишь къ количественнымъ отношеніямъ въ реакціяхъ антагонистическихъ мышцъ.“ И авторы отмѣчаютъ, что указанное извращеніе эффектовъ можетъ наблюдаться и на нормальномъ животномъ при опредѣленныхъ условіяхъ опыта.

Такимъ образомъ, всѣ эти послѣднія фактическія данныя расходятся со взглядами Sherrington'a на значеніе стрихниннаго отравленія для центральныхъ процессовъ торможенія. Стало быть, съ одной стороны существуетъ всѣмъ хорошо извѣстный фактъ, что при общемъ стрихнинномъ отравленіи координація движеній совершенно разстраивается и рефлекторный аппаратъ на мѣсто локальнаго координированнаго движенія отвѣчаетъ обще-судорожнымъ сокращеніемъ мышцъ, въ которомъ одинаково могутъ участвовать наиболѣе чистые антагонисты. Съ другой стороны, является доказаннымъ, что при томъ же стрихнинномъ отравленіи центральное торможеніе не только не устраняется, но подобно возбужденію можетъ при извѣстныхъ условіяхъ выступить въ болѣе рѣзкой формѣ, чѣмъ до отравленія: въ видѣ общаго торможенія всей мускулатуры.

Надо замѣтить, что изслѣдованіе стрихниннаго воздѣйствія на центральные процессы торможенія велось до сихъ поръ исключительно при общемъ отравленіи животного. Между тѣмъ такая постановка опытовъ страдаетъ однимъ весьма существеннымъ неудобствомъ. Именно, при общемъ отравленіи животного ядъ однородно охватываетъ центральные элементы всѣхъ рефлекторныхъ дугъ спинно-мозгового

аппарата, чрезвычайно повышая чувствительность каждой из них, и потому благодаря легкости распространения импульсовъ на весь рефлекторный аппаратъ, любое рефлекторное раздраженіе можетъ послужить началомъ къ вызову дѣятельности во всѣхъ частяхъ рефлекторнаго аппарата. И, понятно, на мѣсто локальнаго эффекта, свойственнаго раздраженію даннаго нерва, будетъ наблюдаться сложный эффектъ, представляющій собою какъ бы равнодѣйствующую эффектовъ раздраженія цѣлой группы разнообразныхъ чувствующихъ нервовъ, т. е. какъ въ видѣ общаго возбужденія или торможенія всей мускулатуры, такъ и въ видѣ извѣстнаго преобладанія возбужденія одной группы мышцъ надъ другой ¹⁾).

Отсюда вытекаетъ одно настоящее требованіе для уясненія природы стрихниннаго воздѣйствія на центральную реципрокную иннервацию скелетной мускулатуры, именно: локализовать отравленіе въ какомъ-либо одномъ опредѣленномъ участкѣ спиннаго мозга, откуда обычно вызывается на данной антагонистической парѣ мышцъ только эффекты опять же какого-либо опредѣленнаго типа для той и другой мышцы. По приложеніи стрихнина къ такому

1) Собственно говоря, на стрихнинизированномъ животномъ наблюдается то же самое, что наблюдалъ Сѣченовъ на нормальномъ животномъ при среднихъ и сильныхъ раздраженіяхъ чувствующаго нерваго ствола. („Объ электрическомъ и химическомъ раздраженіи чувствующихъ спинномозговыхъ нервовъ лягушки.“ СПб. 1868.) Именно, въ опытахъ Сѣченова за время среднихъ и сильныхъ раздраженій сѣдалищнаго нерва одной конечности общія судорожныя сокращенія мышцъ на другихъ конечностяхъ обычно чередуются съ общимъ торможеніемъ ихъ или слѣдуютъ за періодомъ общаго торможенія. Такимъ образомъ, проявленіе общаго возбужденія и общаго торможенія есть особенность, свойственная вообще рефлекторному аппарату. Только для выступленія ихъ на препаратахъ съ нормальной возбудимостью требуется очень сильное раздраженіе. На препаратахъ же съ чрезвычайно повышенной чувствительностью (напр. при стрихнинномъ отравленіи) могутъ быть достаточны слабыя раздраженія. И конечно, во всѣхъ этихъ случаяхъ ближайшее условіе, какъ общаго возбужденія, такъ и общаго торможенія одно и то же, и оно заключается въ иррадіаціи импульсовъ на весь рефлекторный аппаратъ.

спинно-мозговому участку, раздражая вступающій въ него чувствующій нервъ, мы будемъ наблюдать тогда эффекты однѣхъ и тѣхъ же рефлекторныхъ дугъ, ибо рефлекторныя дуги другихъ участковъ, вызывающія на той же парѣ мышцъ рефлексы другого типа, поскольку онѣ не задѣваются отравленіемъ, не будутъ вовлекаться по крайней мѣрѣ въ первое время отравленія въ сферу дѣйствія.

Осуществленіе этого требованія на практикѣ встрѣчаетъ большія трудности. Быть можетъ, оно даже окажется невыполнимымъ по отношенію къ теплокровнымъ животнымъ. Во всякомъ случаѣ на лягушачьемъ препаратѣ мнѣ удалось выработать вполне удовлетворительный методъ строго локальнаго отравленія.

И мои наблюденія въ этомъ направленіи привели меня къ нѣкоторымъ вполне опредѣленнымъ выводамъ о природѣ стрихниннаго воздѣйствія на реципрокную иннервацию скелетной мускулатуры.

I.

Рефлексъ потиранія на спинно-мозговой лягушкѣ.

Прежде чѣмъ перейти къ явленіямъ стрихниннаго воздѣйствія на реципрокную иннервацию скелетной мускулатуры при локальномъ отравленіи реффлекторнаго аппарата, я долженъ остановиться на изученіи тѣхъ реффлексовъ спинно-мозговой лягушки, съ которыми мы будемъ имѣть дѣло впослѣдствіи при опытахъ со стрихниннымъ отравленіемъ. Именно, прежде всего меня будетъ занимать рефлексъ потиранія (*Abwischreflex*, *Wischbewegung*), при которомъ, какъ извѣстно, лапка лягушки притягивается къ раздражаемому участку кожи и производитъ на послѣднемъ рядъ движеній, имѣющихъ вообще цѣлью устранить раздражитель. Рецептивное поле этого реффлекса довольно обширно. Такъ, оно охватываетъ участки кожи, въ которыхъ распространяются чувствующие нервы начиная съ третьяго до восьмого корешка включительно. (Номенклатура корешковъ по Ecker'у ¹⁾).

Наблюдая спинно-мозговую лягушку при слабомъ механическомъ или электрическомъ раздраженіи кожи на передней конечности, на боковыхъ частяхъ корпуса, на спинѣ и на бедрѣ въ области *m. tricipitis*, мы находимъ, что бедро конечности на раздражаемой сторонѣ притягивается къ корпусу при одновременной значительной флексіи въ коленномъ суставѣ. Если же усилить раздраженіе, то задняя лапка вслѣдъ за притягиваніемъ бедра къ корпусу

1) По Ecker'у первая существующая пара корешковъ въ спинномъ мозгу лягушки считается второй, такъ какъ первая пара спинно-мозговыхъ корешковъ на головастикахъ совершенно атрофируется въ періодъ метаморфоза.

производитъ потираніе раздражаемаго участка пальцами. Наиболѣе полно этотъ рефлексъ протекаетъ слѣдующимъ образомъ: сначала задняя конечность приводится къ корпусу и прикасается пальцами къ раздражаемому участку кожной поверхности, производя имъ при этомъ характерныя движенія потиранія; а затѣмъ вся конечность вытягивается приблизительно подъ прямымъ угломъ къ продольной оси корпуса. Послѣднее движеніе имѣетъ цѣлью удаленіе раздражителя. Послѣ однократнаго раздраженія рефлексъ можетъ наступить только разъ, но за время длительнаго раздраженія либо послѣ сильныхъ раздраженій онъ можетъ возобновляться и нѣсколько разъ. При этомъ каждый разъ вслѣдъ за вытягиваніемъ всей конечности подъ прямымъ угломъ къ корпусу наступаетъ новое приведеніе ея къ раздражаемому участку.

Этотъ рефлексъ можетъ быть вызванъ и электрическимъ раздраженіемъ чувствующихъ нервовъ всего указаннаго выше рецептивнаго поля потиранія. Именно, его даютъ п. brachialis, nn. cutanei spinales mediales (V—VI—VII), и п. cutaneus femoralis lateralis (отъ кожи надъ m. triceps). Этотъ фактъ не согласуется со старымъ наблюденіемъ Fick'a¹⁾, по которому движенія задней конечности, вызванныя раздраженіемъ спинальных чувствующихъ нервовъ, являются некоординированными, существенно отличными отъ того, что наблюдается при механическомъ раздраженіи соотвѣтствующей кожной поверхности. Какъ извѣстно, Fick вызывалъ участокъ кожи на спинѣ лягушки, оставляя его въ связи съ тѣломъ при посредствѣ одного чувствующаго нерва. Механическимъ раздраженіемъ кожи онъ вызывалъ рефлексъ потиранія, и въ то же время это не удавалось ему при раздраженіи нерва электрическимъ токомъ. Однако онъ самъ дѣлаетъ замѣчаніе, что отсутствіе рефлекса потиранія наблюдалось отнюдь не безусловно во всѣхъ случаяхъ. Нерѣдко рефлексъ потиранія наступалъ у него по прекращеніи раздраженія, а иногда и за время раздраженія. Мои опыты съ раздраженіемъ спинальных нервовъ, а также и другихъ нервовъ изъ рецептивнаго поля рефлекса потиранія, пока-

1) Fick. Einige Bemerkungen über Reflexbewegungen. Pflüger's Archiv. Bd. III. 1870. S. 326.

зали, что дѣйствительно нерѣдко координированное движеніе на задней конечности отсутствуетъ, но въ такихъ случаяхъ или раздраженіе было очень сильное, или центральная дѣятельность была разстроена многократнымъ приложеніемъ электрическаго раздраженія. При благопріятныхъ условіяхъ опыта, когда нервъ вполнѣ свѣжъ и раздраженіе умѣренно, рефлексъ потиранія наступаетъ со всѣми своими характерными признаками, т. е. съ притягиваніемъ конечности къ туловищу и съ характернымъ для этого рефлекса движеніемъ пальцевъ. Отсюда ясно, что по существу рефлексъ остается однимъ и тѣмъ же, будетъ ли раздражаться кожа, или отходящій отъ нея нервъ.

Наконецъ, при раздраженіи центральныхъ отрѣзковъ заднихъ корешковъ, начиная съ III пары (*pars brachialis*) до VIII пары включительно, т. е. всѣхъ тѣхъ корешковъ, черезъ которые проходятъ чувствующія волокна отъ рецептивнаго поля рефлекса потиранія, вызывается тотъ же самый рефлексъ потиранія.

Слѣдуетъ отмѣтить, что явленіе сложныхъ координированныхъ реффлекторныхъ движеній при электрическомъ раздраженіи нервныхъ стволовъ и корешковъ въ послѣднее время было описано Sherrington'омъ на чесательномъ рефлексѣ собаки. Именно, онъ обнаружилъ, что чесательный рефлексъ вызывается не только при раздраженіи кожной поверхности на спинѣ, на плечахъ и т. д., но и раздраженіемъ нервовъ и центральныхъ отрѣзковъ заднихъ корешковъ, соотвѣствующихъ рецептивному полю чесательнаго рефлекса¹⁾.

Въ этомъ рефлексѣ потиранія заслуживаетъ нашего особаго вниманія участіе *m. tricipitis* и *semitendinosi*. Эти мышцы тазобедреннаго и колѣннаго суставовъ анатомически сложны и обладаютъ рядомъ функцій. Такъ *m. triceps* состоитъ изъ трехъ частей, начинающихся въ тазовой области: *gluteus magnus* (*vastus externus*) на дорсальной и дорсолатеральной сторонѣ бедра, *vastus cruralis* (*vastus internus*) на латеральной и вентролатеральной сторонѣ и *tensor fasciae latae* на латеральной посерединѣ между ними. Всѣ эти три

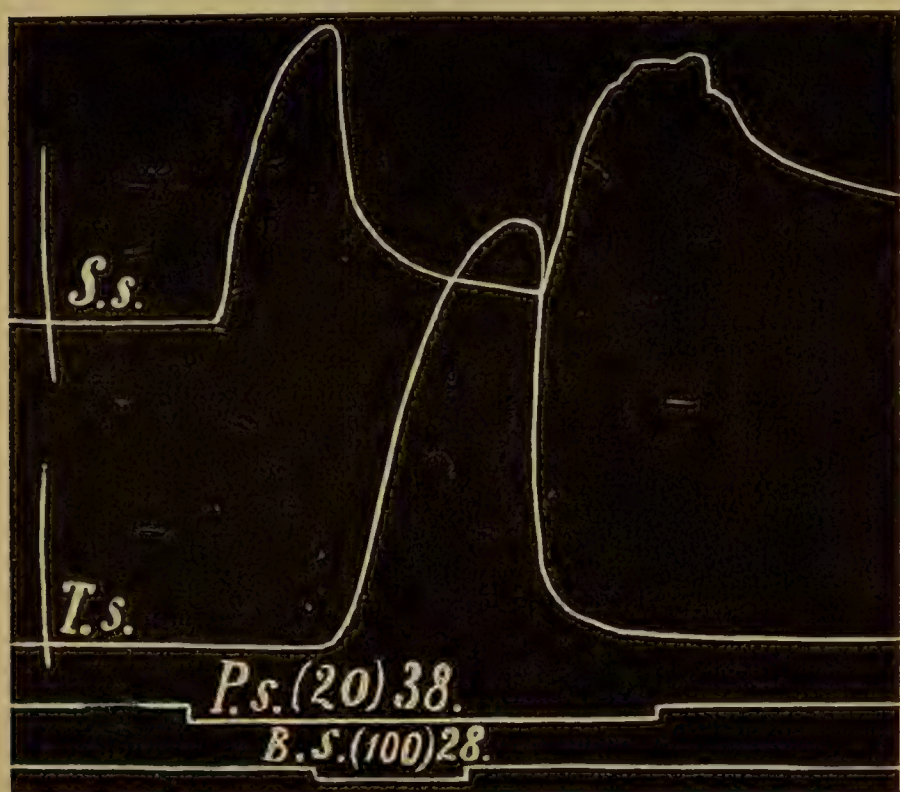
1) Sherrington. „Note on the Scratch-reflex of the Cat“ *Quarterly Journ. of Physiol.*, Vol. III, 1910, p. 213.

отдѣла сливаясь вмѣстѣ образуютъ одно общее сухожиліе при колѣнномъ суставѣ. Функціи же этой мышцы таковы: каждая составная часть ея кромѣ того, что дѣйствуетъ на колѣнный суставъ какъ разгибатель, обладаетъ еще одной функціей флексорнаго характера для тазобедреннаго сустава: *tensor f. l.* приводитъ бедро къ корпусу, *gluteus magnus* кромѣ приведенія еще отклоняетъ его дорсально, а *vasto-cruralis* — вентрально. *M. semitendinosus* анатомически болѣе простъ, но тоже обладаетъ рядомъ функцій, изъ которыхъ главными являются сгибательная функція для колѣннаго сустава и разгибательная для тазо-бедреннаго¹⁾.

Изъ описаннаго выше теченія рефлекторныхъ движеній явствуетъ, что тазобедренный суставъ за все время рефлекса пребываетъ въ флексорномъ состояніи (уголъ, образуемый бедромъ и корпусомъ, обычно измѣняется только въ предѣлахъ отъ 40° до 100°), что, наоборотъ, состояніе колѣннаго сустава въ теченіе рефлекса очень измѣнчиво и можетъ варіировать отъ полной флексіи до полной экстензіи. Отсюда можно было бы думать, что въ рефлексѣ потиранія какъ *triceps*, такъ и *semitendinosus* участвуютъ положительно т. е. сокращеніемъ. Однако, міографическими записями легко установить, что *semit.* за все время, пока *tric.* находится въ возбужденіи, испытываетъ торможеніе. Правда, и на *semit.* иногда наблюдается сокращеніе, но оно наступаетъ или лишь въ самомъ началѣ сокращенія *tricipitis*, или лишь по прекращеніи его сокращенія, но во всякомъ случаѣ сокращеніе *semit.* отсутствуетъ въ моментъ энергичнаго возбужденія на *tric.* Въ большинствѣ же случаевъ на *semit.* торможеніе развивается уже съ самаго начала возбужденія *tricip.* Что *m. semit.* дѣйствительно въ это время испытываетъ состояніе торможенія, объ этомъ можно заключать уже изъ того, что міографическая линія этой мышцы за данное время опускается иногда ниже своего предшествующаго уровня. Вполнѣ въ этомъ мы убѣждаемся, если заставимъ дѣйствовать рефлексъ потиранія въ то время, какъ эта

1) Описание положенія и функцій этихъ мышцъ произведено по Ecker. „Anatomie des Frosches“, Braunschw. 1896, и по Lombard and Abbott. „Individual Muscles of the Thigh of the Frog“. Americ. Journal of Physiol., Vol. XX. 1907.

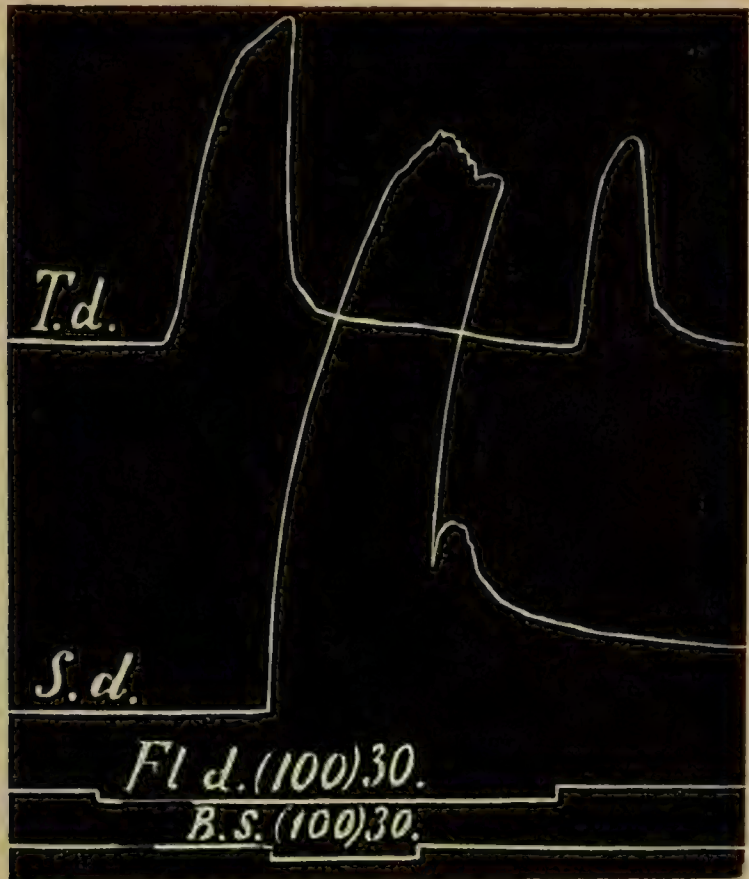
мышца была приведена предварительно въ состояніе сокращенія. Это послѣднее достигалось тѣмъ, что я вызывалъ предварительно сгибательный рефлексъ. Для этой цѣли мнѣ обыкновенно служило электрическое раздраженіе nn. peronei и superficialis. Такое раздраженіе вызываетъ болѣе или менѣ сильное сокращеніе на *semit.*, въ то время какъ *m. tris.* даетъ обыкновенно слабое сокращеніе или даже иногда не обнаруживаетъ никакого сокращенія. И вотъ, если раздра-



Міорг. I. Мышцы: *semitendinosus sinister* (верхняя кривая) и *triceps sinister* (нижняя кривая). Сначала раздражается n. peroneus sin. (верх. сигналъ), а затѣмъ одновременно съ нимъ n. brachialis sin. (ниж. сигналъ). За время раздраженія второго нерва *semit.* тормозится съ такой же интенсивностью, съ какою развивается сокращеніе на *tris.*

жая сначала n. peroneus, мы вызовемъ теперь рефлексъ потиранія, то кривая *m. semit.* начинаетъ тотчасъ же болѣе или менѣ быстро и сильно падать. И это совершается тѣмъ болѣе рѣзко, чѣмъ сильнѣе сокращается *m. tris.* въ рефлексъ потиранія. Примѣромъ служитъ міорг. I.

Явленія, наблюдаемыя на противоположной задней конечности во время рефлекса потиранія, также довольно характерны. Эта задняя конечность приходит въ флексію въ колѣнномъ суставѣ, и въ то-же время существовавшая до сихъ поръ флексія тазобедреннаго сустава прекращается. Особенно ярко это выступаетъ при слѣдующемъ опытѣ. Если вызвать предварительно рефлексъ потиранія на одной



Міорг. II. Мышцы: *tric. dexter* (верх. кр.) и *semit. dex.* (нижн. кр.). Верхній сигналъ отмѣчаетъ время раздраженія *n. cut. fem. lat. dextri*. Нижній сигналъ указываетъ время раздраженія *n. brach. sin.* За время послѣдняго раздраженія *m. triceps* тормозится, а *semit.* сокращается.

сторонѣ, а затѣмъ возбудить такой же рефлексъ на другой, то рефлексъ, вызванный на первой сторонѣ, совсѣмъ прекращается. Этотъ послѣдній теперь замѣняется слабымъ сгибаніемъ въ колѣнномъ суставѣ. Міографическія записи показываютъ, что при вызовѣ рефлекса потиранія на одной

сторонѣ, *m. semit.* другой приходитъ въ сокращеніе, а *m. tric.* — въ торможеніе; т. е. на другой сторонѣ мышцы *semit.* и *tric.* обнаруживаютъ эффекты совершенно обратные тѣмъ, что наблюдаются на сторонѣ потиранія. Міогр. II иллюстрируетъ эти реципрокныя явленія. На этой міограммѣ записываются обѣ мышцы правой стороны. И мы видимъ здѣсь, что когда раздражается чувствующій нервъ, вызывающій рефлексъ потиранія на той же сторонѣ, то сокращается *tric.* этой стороны, а *semit.* остается въ состояніи видимаго покоя. Когда же раздражается чувствующій нервъ другой стороны, тоже дающій съ своей стороны рефлексъ потиранія, то *tric.* приходитъ въ торможеніе, а *semit.* въ сокращеніе.

Спрашивается, какимъ образомъ достигается необходимая для рефлекса потиранія флексія колѣннаго сустава, если *semit.* данной стороны находится за все это время рефлекса въ полномъ торможеніи? Оказывается, что всѣ тѣ флексоры колѣннаго сустава, которые какъ *semit.* одновременно со сгибаніемъ колѣннаго сустава должны разгибать тазобедренный, именно: *gracilis major* и *semimembranosus* обнаруживаютъ значительное торможеніе. Наоборотъ, тѣ флексоры колѣннаго сустава, которые способны производить сгибаніе и въ тазобедренномъ суставѣ, какъ *sartorius* и *ileoibularis*, въ рефлексѣ потиранія сокращаются параллельно съ *triceps*¹⁾. *M. ileoibularis* не всегда можетъ

1) Смыслъ такого соучастія указанныхъ двухсуставныхъ мускуловъ въ рефлексѣ потиранія не долженъ представляться страннымъ. По изслѣдованіямъ Lombard'a и Abbott'a *gracilis major* и *semimembr.* на лягушкѣ являются сильными разгибателями тазобедреннаго сустава, и при условіи перерѣзки на нервно-мышечномъ препаратѣ всѣхъ мышцъ бедра за исключеніемъ *mm. tric., semimembr.* и *gracilis majoris* раздраженіе *plexi lumbalis* вызываетъ разгибаніе тазобедреннаго сустава. Значитъ, въ указанномъ суставѣ экстензорное дѣйствіе *semimembr.* и *grac. maj.* преодолеваетъ флексорное дѣйствіе всѣхъ трехъ главъ *tricipitis*. Отсюда слѣдуетъ, что торможеніе *grac. maj.* и *semimembr.*, а также подобной имъ мышцы *semit.* — является безусловно необходимымъ для выполненія акта потиранія, въ которомъ тазобедренный суставъ долженъ пребывать въ постоянной флексіи. Этотъ выводъ мною былъ провѣренъ на опытѣ слѣдующимъ образомъ. На спинно-мозговой лягушкѣ всѣ одно-суставныя мышцы тазобедреннаго сустава были перерѣзаны. Слѣдовательно, на тазобедренный суставъ дѣйствовали только двухсуставныя мышцы: *tric., semitend., semimembr., grac. maj., sartor.* и *ileoib.* Затѣмъ, путемъ механическаго раздраженія кожи производились опыты съ рефлексами поти-

производитъ флексію тазо-бедреннаго сустава. По Lombard'у и Abbott'у онъ обнаруживаетъ таковую способность, если уголъ при тазобедренномъ суставѣ меньше 90° , и бедро находится въ одной плоскости съ корпусомъ. Оба эти условія имѣются на лицо въ рефлексъ потиранія. Итакъ, сокращеніе *m. ileofibul.* и *sartor.* въ рефлексъ потиранія могутъ обусловить необходимое сгибаніе колѣннаго сустава.

Итакъ, существуетъ обширная область въ спинномъ мозгу (*pars brachialis*, *p. thoracalis* и часть *partis lumbalis* — сегментъ, соотвѣтствующій VIII парѣ корешковъ) возбужденіемъ которой можно вызвать на заднихъ конечностяхъ одинъ и тотъ же типъ рефлекса, именно, рефлексъ потиранія; причемъ на избранной нами парѣ мышцъ, *tríc.* и *semit.*, наблюдаются чисто-антагонистическіе эффекты одного и того же характера: возбужденіе на *tríc.* и торможеніе на *semit.* Въ то же время рефлексъ потиранія на одной сторонѣ сочетается съ характерной реакціей на противоположной задней конечности, въ которой одноименныя мышцы показываютъ совершенно обратные эффекты: возбужденіе на *semit.* и торможеніе на *tríc.*

Слѣдовательно, у насъ имѣется полнѣйшая возможность удовлетворить поставленное выше требованіе: примѣнять локальное отравленіе въ такихъ участкахъ спинного мозга, гдѣ должно быть предположено существованіе координирующихъ центровъ одного и того же типа рефлекса для изучаемой пары мышцъ.

ранія и сгибанія. Послѣ указанной операціи какъ рефлексъ потиранія, такъ и сгибанія протекаютъ почти нормально, т. е. какъ тазобедренный, такъ и колѣнный суставъ сохраняютъ каждый способность къ полной флексіи. (Слѣдуетъ замѣтить, что въ флексорномъ рефлексѣ *grac. maj.* и *semitembr.* или совершенно не показываютъ сокращенія, или показываютъ его въ очень слабомъ видѣ.) Но вотъ при стрихнинномъ отравленіи спинного мозга эта способность тазобедреннаго сустава къ сгибанію совершенно исчезаетъ. При любомъ раздраженіи рецептивнаго поля сгибанія или потиранія выступаетъ экстензія всей конечности. И, конечно, при общемъ сокращеніи всѣхъ мускуловъ бедра, происходящая экстензія тазобедреннаго сустава должна быть отнесена въ данномъ случаѣ на счетъ экстензорнаго дѣйствія *semitembr.*, *grac. maj.* и *semit.* на этотъ суставъ. Опыты показываютъ, что на такихъ отравленныхъ препаратахъ послѣ перерѣзки указанныхъ трехъ мускуловъ конечность перестаетъ вытягиваться по продольной оси животнаго, а всегда вытягивается подъ нѣкоторымъ угломъ къ корпусу до образованія съ послѣднимъ прямого угла.

II.

Методика.

Спинной мозгъ на *rana temporaria* перерѣзывался на высотѣ *calami scriptorii*, или нѣсколько ниже. Въ цѣляхъ локальнаго отравленія рефлекторнаго аппарата, нужно было обнажить спинной мозгъ, а для возможности дѣйствительно локализовать отравленіе, необходимо было обезкровить препаратъ. Сначала для достиженія всего этого я прибѣгалъ къ способу практикуемому S. Baglioni¹⁾. Переднія конечности и внутренности удалялись, а спинной мозгъ совершенно освобождался отъ позвоночнаго канала, который до VIII позвонка также удалялся. На такомъ препаратѣ для возбужденія рефлекторныхъ дугъ, начинающихся въ *pars brachialis*, примѣнялось псевдо-униполярное электрическое раздраженіе. Одинъ электродъ, построенный по образцу описанному S. Baglioni, прикладывающійся къ раздражаемому участку, представляетъ собою тонкую бумажную нить, выступающую изъ стеклянной трубки, наполненной фізіологическимъ растворомъ. Нижній конецъ трубки, черезъ который проходитъ нить, закрывался каучуковой пробкой. Въ растворъ погружался одинъ изъ электродовъ вторичной катушки, и нить все время оставалась влажной. Это былъ точечный электродъ. Другой электродъ являлся диффузнымъ и былъ устроенъ по типу перваго, но вмѣсто одной нити снабжался цѣлою кистью нитей. Этотъ электродъ прикладывался къ пластинкѣ, на которой былъ распластанъ препаратъ, на разстояніи 2—3 мм. отъ раздражаемаго участка мозга.

1) S. Baglioni. Contributti alla fisiologia generale dei centri nervosi Zeit. f. Allg. Physiol. 1909. Bd. IX, S. 1.

Но такая постановка опыта не всегда оказывалась удобной. А для предубѣжденнаго глаза она даже могла показаться совершенно неудовлетворительной; напр., если отравить *pars thoracalis* стрихниномъ и раздражать токомъ *pars brachialis*, то индукціонные токи сравнительно и не сильные могутъ легко дѣйствовать прямо на отравленную область. Это обстоятельство побудило меня позднѣе совсѣмъ оставить описанный способъ раздраженія. Я поступалъ слѣдующимъ образомъ. Послѣ вскрытія спинного мозга удалялись только внутрениости. Спинной мозгъ не вынимался изъ позвоночнаго канала и переднія конечности не удалялись. На такомъ препаратѣ можно было возбуждать длинныя дуги отъ переднихъ конечностей къ заднимъ, пользуясь локальнымъ раздраженіемъ: какъ естественнымъ (щипаніе, прикосновеніе къ кожѣ), такъ и искусственнымъ (электрическое раздраженіе чувствующихъ нервовъ при посредствѣ пары платиновыхъ электродовъ.)

Если отравленіе производилось въ области VI—VIII сегментовъ, то отрѣзывались еще боковыя части соотвѣствующихъ позвонковъ. Для отравленія въ *pars brachialis* боковыя части позвонковъ удалялись настолько, чтобы обнажить всю длину третьяго задняго корешка. Отравленіе производилось съ дорсальной или дорсо-латеральной стороны на одной правой или лѣвой половинѣ мозга. При желаніи всегда можно было достигнуть точной локализациі отравленія, т. е. чтобъ отравленіе простиралось на центры одной половины мозга въ *pars brachialis* или въ области VI—VIII сегментовъ.

Мною употреблялся соляно-кислый стрихнинъ въ растворѣ 0,04—0,5 %. Это — концентрація такъ сказать зимняго сезона. Весною дѣйствуетъ прекрасно концентрація 0,01—0,02 %. Отравленіе производилось при посредствѣ маленькихъ кусочковъ (около 1 кв. мм.) фильтровальной бумаги, которые напивались растворомъ яда и прикладывались къ отравляемому участку, свободному отъ излишней влаги. Имѣется полная возможность слѣдить за тѣмъ, будетъ ли растворъ распространяться по поверхности мозга, или нѣтъ. Когда поверхность мозга нѣсколько подсохнетъ, она начинаетъ лосниться, какъ лакированная (лоснится оболочка мозга). Если послѣ приложенія бумажки мы замѣчаемъ,

что окружающая ее поверхность мозга продолжает лосниться, то значить растворъ не распространяется по поверхности и отравленіе мозга считается локальнымъ. Но въ томъ случаѣ, когда поверхность мозга является недостаточно свободной отъ влаги, то около бумажки скопляется жидкость и разрастается въ каплю. Тогда конечно стрихнинъ могъ бы черезъ такую каплю распространиться и на другіе участки мозга. Обычно отравленіе велось въ теченіе 10 минутъ, послѣ чего бумажки удалялись. Но перѣдко онѣ оставались и гораздо дольше — въ томъ случаѣ, если стрихнинное отравленіе развивалось очень медленно.

Уже изъ предыдущей главы намъ извѣстно, что мы будемъ для регистраціи эффектовъ употреблять *mm. semitendinosus* и *triceps*. Запись эффектовъ шла обычнымъ способомъ при посредствѣ прямыхъ міографовъ на цилиндры Baltzer'a. На демонстрируемыхъ міограммахъ скорость вращенія цилиндра приблизительно одна и та же и равняется 15 мм. въ секунду.

Для электрическаго раздраженія чувствующихъ нервовъ употреблялся санный индукторій съ 2-мя даниелями въ первичной цѣпи. Для раздраженія примѣнялись одиночные индукціонные удары и тетанизация. Въ міограммахъ надъ линіей сигнала, отмѣчающаго опусканіемъ время раздраженія, указывается раздражаемый нервъ, затѣмъ, въ скобкахъ, частота раздраженія: напр., (100) — каммертонъ, дающій это число прерываній въ секунду; тамъ, гдѣ стоитъ въ скобкахъ *met.* съ цифрой, *met.* указываетъ метрономъ, а цифра — интервалъ между индукціонными ударами въ секундахъ. Послѣдняя цифра надъ сигналомъ обозначаетъ въ сантиметрахъ разстояніе вторичной катушки отъ первичной. Для вызова рефлекса сгибанія на задней конечности обычно примѣнялось раздраженіе *n. peronei* соотвѣтствующей стороны. Рефлексъ потиранія вызывался или электрическимъ раздраженіемъ нервовъ: *cutanei femoralis lateralis* и *brachialis* и III-го задняго корешка, или механическимъ раздраженіемъ кожи надъ *triceps* и на передней конечности. При мышечныхъ кривыхъ *P.* обозначаетъ *n. peroneus*; *B.* — *n. brachialis*; *F. l.* — *n. cutan. fem. lat.*; *Sup.* — *n. superficialis*; *III R* — третій задній корешокъ. Номенклатура корешковъ и нервовъ по Ecker'у.

Настоящее изслѣдованіе со стрихниннымъ отравленіемъ состоитъ изъ двухъ частей. Въ обѣихъ частяхъ изслѣдуется рефлексъ потиранія при локальномъ отравленіи, но въ первой части это отравленіе производилось въ *pars brachialis*, а во второй — въ области VI—VIII сегментовъ.

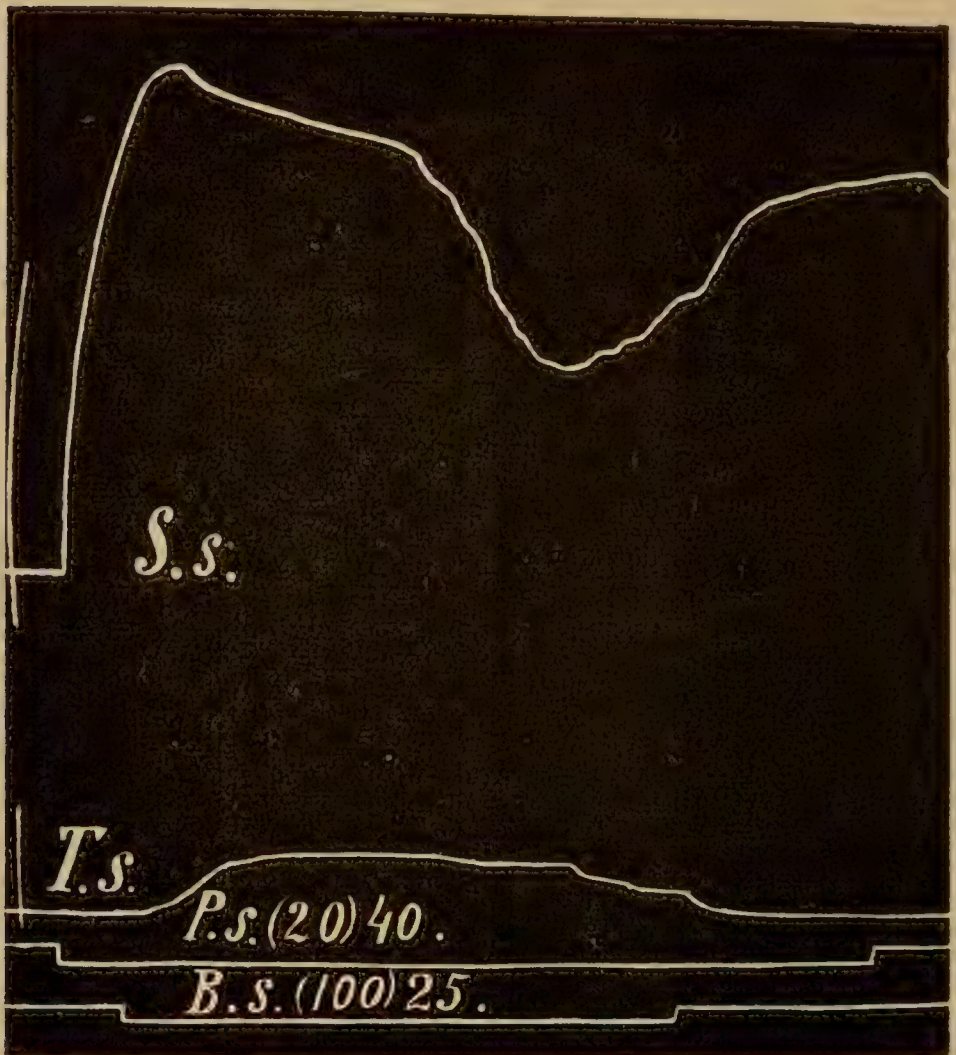
III.

Рефлексъ потирания при стрихнинномъ отравленіи въ *pars brachialis*.

На спинно-мозговой лягушкѣ вскрывался позвоночный каналъ по всей длинѣ *partis brachialis* и *p. thoracalis*. Растворъ яда прикладывался въ *pars brachialis* къ одной боковой половинѣ мозга на уровнѣ III-го задняго корешка. Рефлексъ потирания вызывался или раздраженіемъ *n. brachialis*, или непосредственно III-го задняго корешка, если были удалены переднія конечности. Въ послѣднемъ случаѣ употреблялись псевдо-униполярные индукціонные токи. Примѣнялось и механическое раздраженіе. Раздражалась кожа на передней конечности (прикосновеніе, щипаніе). Эффекты записывались на *mm. semitendinosus* и *triceps* той или другой стороны. До отравленія, какъ уже извѣстно, обычные эффекты отъ раздраженія переднихъ конечностей въ рефлексъ потирания таковы: *triceps* раздражаемой стороны и *semitend.* противоположной возбуждаются, а *semit.* первой стороны и *triceps* второй тормозятся.

Съ момента отравленія возбуждающая дѣятельность отравленной стороны *p. brachialis* по отношенію къ *triceps* соответствующей стороны постепенно повышается. При тетанизирующихъ раздраженіяхъ *n. brach.* порогъ возбудимости для *tric.* понижается съ 30—35 см. разстоянія катушекъ до 40—60 см., или для III-го задняго корешка (псевдо-униполярное раздраженіе) отъ 18—20 см. шкалы до 30—40 см. Но еще ярче повышенная возбудимость выражается по отношенію къ одиночнымъ индукціоннымъ ударамъ. До отравленія раздраженіе *n. brach.* или III-го задняго корешка

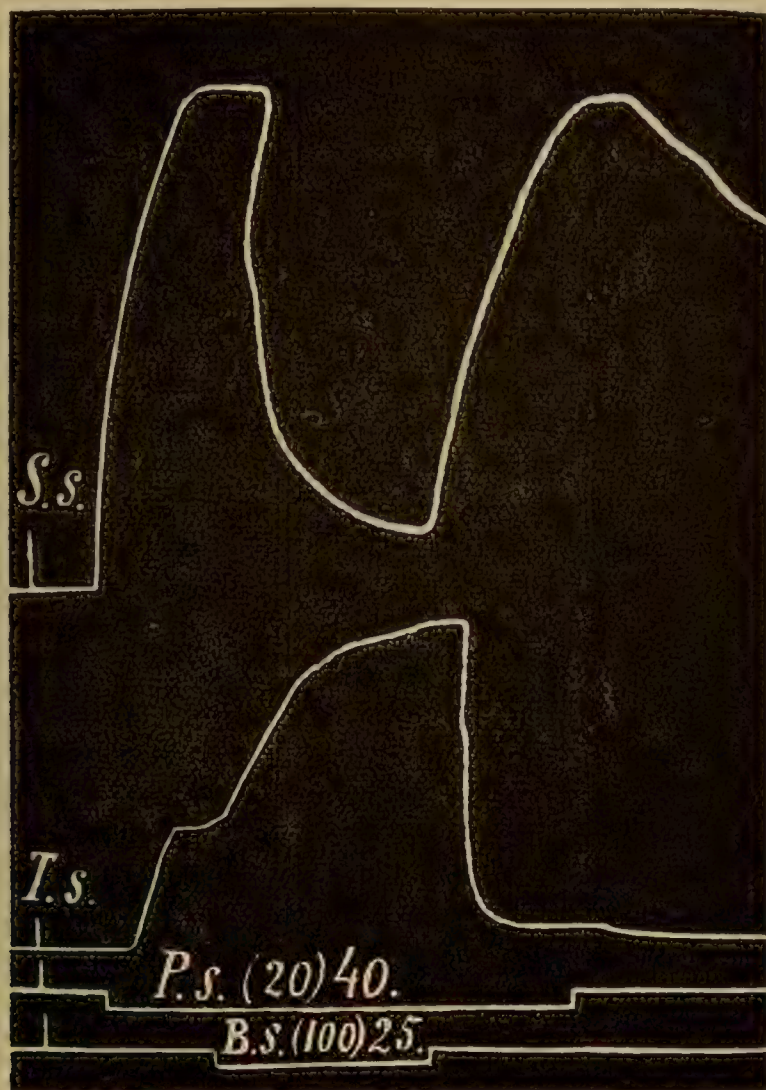
отдѣльными индукціонными ударами не вызываетъ вообще рефлекторныхъ реакцій на заднихъ конечностяхъ при любомъ разстояніи катушекъ; послѣ же отравленія отдѣльные индукціонные удары вызываютъ эффекты. Для нихъ порогъ



Міогр. III-A. Мышцы: semitend. sin. (верх. кр.) и tric. sin. (нижняя кр.) Верхній сигналъ отмѣчаетъ время пробнаго раздраженія п. peronei. За это время раздраженіе п. brachialis при слабомъ сокращеніи въ tric. вызываетъ на semit. слабое торможеніе. При чемъ какъ сокращеніе первой, такъ и торможеніе второй прекращаются за время же послѣдняго раздраженія

возбудимости съ п. brachialis постепенно понижается до 40—60 см. шкалы. Точно также тормозящая дѣятельность р. brachialis по отношенію къ m. semitendinosus повышается

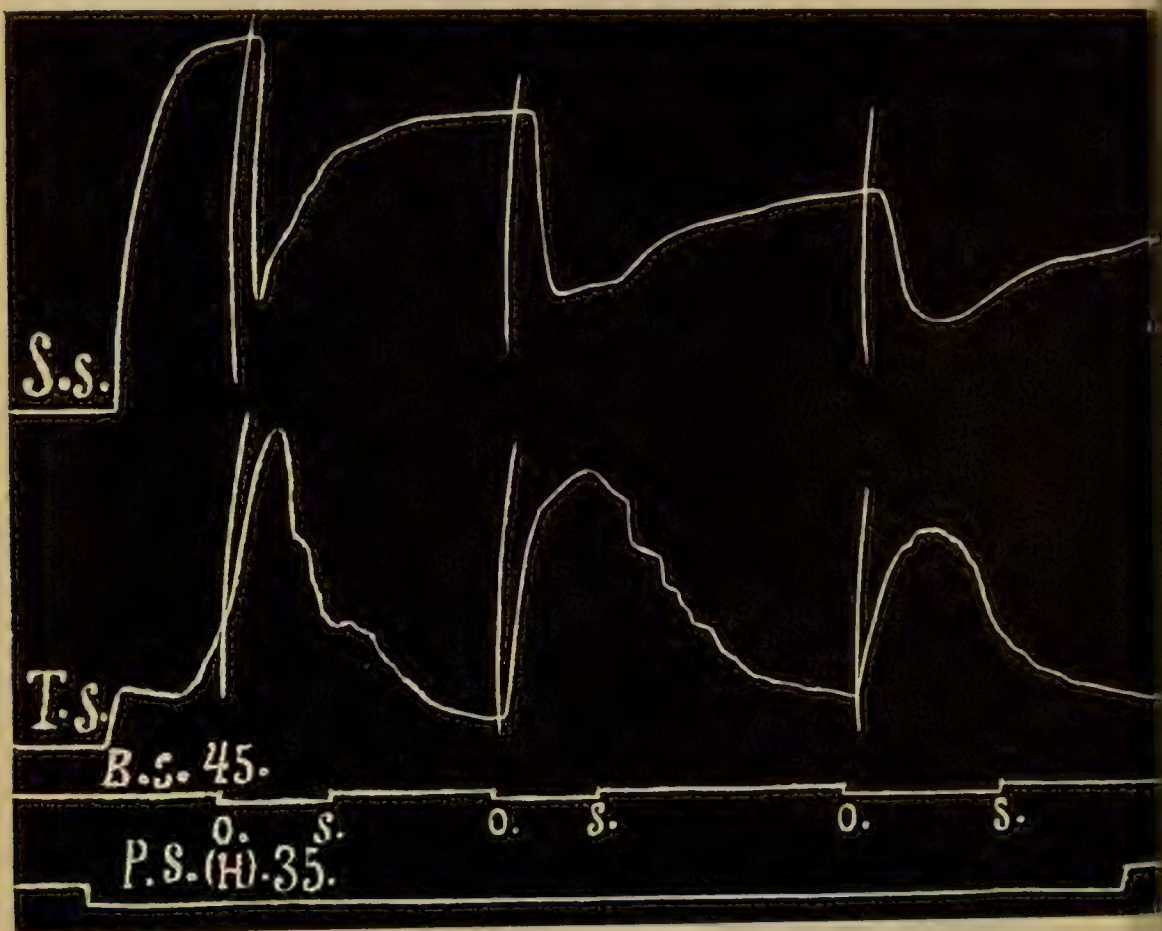
по мѣрѣ развитія отравленія. И если до отравленія на *semit.* развивается значительное торможение при разстояніи катушекъ въ 27—30 см. отъ тетанизирующихъ раздраженія (кам. 100 кол. въ сек.), то послѣ отравленія такое же тор-



Міогр. III-B. Тѣ же мышцы. Тотъ же препаратъ; раздражаются тѣ же нервы и при тѣхъ же силахъ. Опытъ произведенъ спустя 11 минутъ по отравленіи соотвѣтственной стороны въ *pars brachialis*. Какъ возбужденіе на *tric.*, такъ и торможение на *semit.* выступаютъ гораздо сильнѣе, чѣмъ въ предыдущемъ опытѣ.

можение наблюдается уже при 40—60 см. Въ цѣляхъ констатированія характера иннерваціи этой мышцы прикладывалось, до начала раздраженія *n. brach.* или за время его,

пробное раздраженіе къ п. peroneus соотвѣт. стороны, которое и продолжалось затѣмъ за время раздраженія п. brach. и нѣкоторое время по прекращеніи послѣдняго. Всякій разъ, когда раздраженіе послѣдняго нерва вызывало положительный эффектъ на triceps, обнаруживалось расслабленіе сокращенія semitendinosi, вызваннаго раздраженіемъ п. peronei.



Миогр. IV. Мышцы: semit. sin. (верх. кр.) и tric. sin. (нижн. кр.). Верхній сигналъ моментомъ опусканія обозначаетъ размыкательный ударъ, а моментомъ поднятія замкательный, падающіе на п. brach. sin. Нижній сигналъ указываетъ время приложенія пробнаго раздраженія п. peronei.

Для иллюстраціи этого явленія служатъ міограммы III-A и III-B.

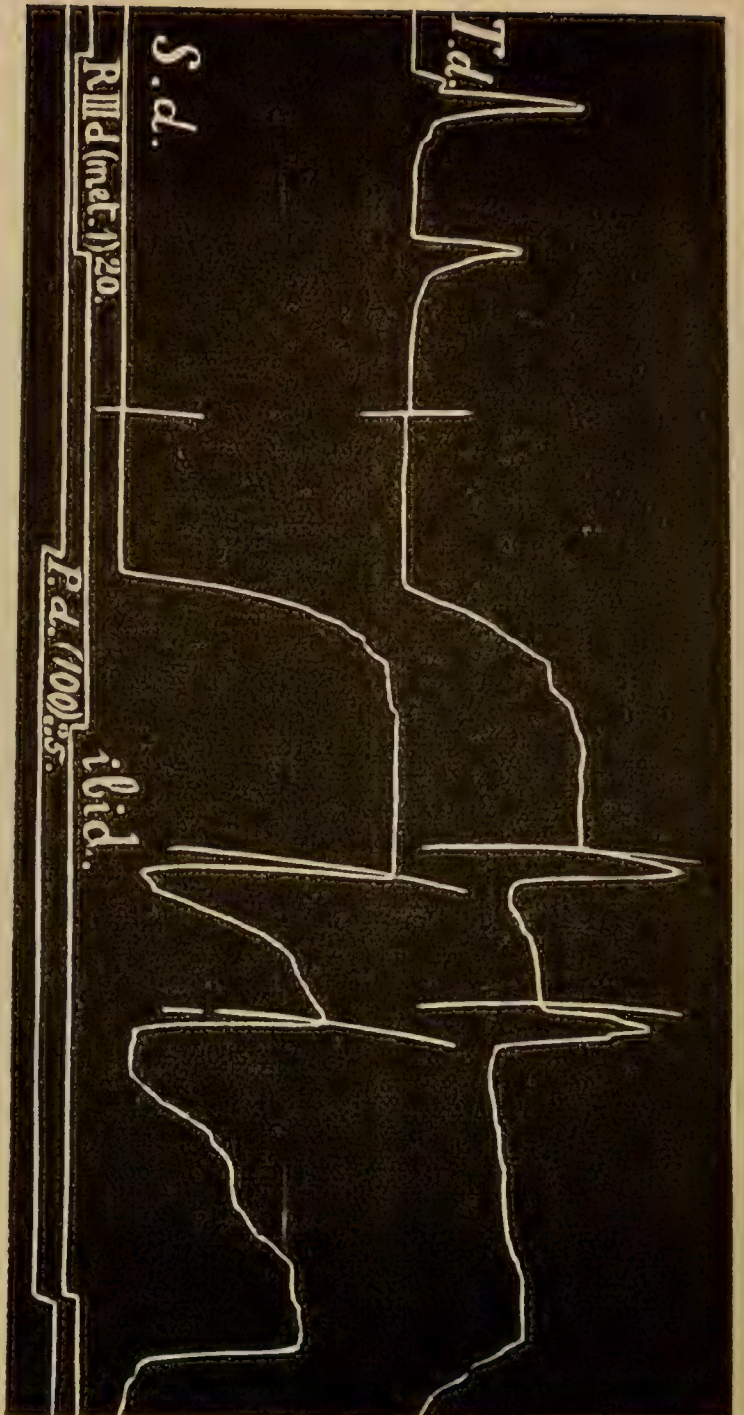
Подобнымъ же способомъ было обнаружено, что приложенные къ п. brachialis отравленной стороны отдѣльные индукціонные удары, которые до отравленія вообще не способны вызвать на semit. соотвѣт. стороны сколько-нибудь

замѣтнаго торможенія, по отравленіи обнаруживаютъ такую способность. Эта способность возрастаетъ опять таки по мѣрѣ развитія отравленія, и выступаетъ тѣмъ сильнѣе, чѣмъ сильнѣе параллельное возбужденіе *tríc.* этой стороны. Такъ что, въ концѣ концовъ, и одиночные удары вызываютъ торможеніе при 40—60 см. шкалы. Общій характеръ явленій таковъ: если на *semit.* не существуетъ рефлкторнаго возбужденія, вызваннаго пробнымъ раздраженіемъ, то п. *brach.* отдѣльными индукціонными ударами не вызываетъ на немъ никакихъ видимыхъ эффектовъ, въ то время какъ *tríc.* производитъ болѣе или менѣе сильныя сокращенія. Когда же раздраженія п. *brach.* происходятъ за время рефлкторнаго возбужденія *semit.*, то сокращенія послѣдняго съ каждымъ послѣдующимъ ударомъ испытываютъ ослабленіе параллельно съ возбужденіемъ *tríc.* Соотвѣтствующіе опыты даны въ *miogr.* IV.

При этомъ необходимо отмѣтить, что общій характеръ явленій не измѣнится и въ томъ случаѣ, если даже пробное раздраженіе вызывало на обѣихъ мышцахъ болѣе или менѣе сильныя сокращенія. Въ этихъ случаяхъ сокращеніе на *tríc.* будетъ обнаруживать при каждомъ индукціонномъ ударѣ усиленіе, а сокращеніе *semit.* — ослабленіе. *Миогр.* V.

Итакъ, при одностороннемъ отравленіи въ *pars brach.* стрихниномъ и при раздраженіи п. *brachialis* на отравленной сторонѣ параллельно съ повышеніемъ возбуждающей дѣятельности по отношенію къ *tríc.* этой стороны происходитъ повышение тормозящей дѣятельности по отношенію къ *semit.* той же стороны.

Аналогичнымъ образомъ одностороннее стрихнинное отравленіе р. *brach.* отзывается на реакціи одноименныхъ мышцъ противоположной стороны при раздраженіи передней конечности отравленной стороны. Здѣсь параллельно съ усиленіемъ возбуждающей дѣятельности по отношенію къ *semit.* сильно возрастаетъ тормозящая дѣятельность по отношенію къ *tríc.* Это измѣненіе выражается какъ въ пониженіи пороговъ для тетанизирующихъ раздраженій п. *brach.* отравленной стороны, такъ и въ появленіи сильныхъ эффектовъ при раздраженіи нерва одиночными индукціонными ударами.



Міогр. V. Мышцы: triceps dexter (верхн. кр.) и semitendinosus dex. (нижн. кр.). Нижний сигналъ отмѣчаетъ время раздраженія п. регоней. Верхній сигналъ указываетъ время, въ теченіе котораго прикладывались отдѣльные индукціонные удары къ III-му заднему корешку (псевдо-униполярные токи). Первая половина міограммы показываетъ эффектъ при одномъ раздраженіи III-го корешка. Съ каждымъ ударомъ (всего два удара) вызывается эффектъ при отсутствіи видимаго эффекта на semit. Во второй половинѣ раздраженіе III-го корешка (два удара) комбинируется съ раздраженіемъ п. регоней. Здѣсь съ каждымъ ударомъ параллельно съ усиленіемъ сокращенія на triceps. происходитъ расслабленіе сокращенія на semit.

Далѣе, въ рядѣ опытовъ помимо электрическаго раздраженія употреблялось механическое раздраженіе кожи переднихъ конечностей. Такіе опыты во всѣхъ стадіяхъ отравленія показывали одно и тоже, но конечно, съ различной

интенсивностью: при каждом раздраженіи одновременно съ появленіемъ сокращенія на *tríc.* соотвѣт. стороны и на *semit.* противоположной происходитъ торможеніе на *semit.* первой стороны и на *tríc.* другой. Эти антагонистическіе эффекты могутъ быть вызваны не только повреждающими — т. наз. болевыми — раздраженіями, какъ щипаніе, уколъ..., которыя являются адекватными для рефлекса потиранія, но и легкимъ прикосновеніемъ къ кожѣ, или сотрясеніемъ воздуха, т. е. такими раздраженіями, которыя являются для рефлекса потиранія на нормальныхъ препаратахъ не дѣйствительными.

Наконецъ, я имѣлъ возможность убѣдиться, что указанные антагонистическія соотношенія въ реакціяхъ наблюдаемыхъ мышцъ сохраняются при самыхъ сильныхъ стадіяхъ отравленія. На *tríc.* отравленной стороны могутъ выступить длительно-тетаническія сокращенія въ отвѣтъ на короткое раздраженіе (механическое, одиночный индукціонный ударъ), и въ тоже время *semit.* этой стороны будетъ находиться въ состояніи сильнаго торможенія.

Интересно прослѣдить, какъ отражается стрихнинное отравленіе въ *pars brachialis* на движеніяхъ неоперированныхъ заднихъ конечностей въ рефлексъ потиранія?

Въ этихъ опытахъ на спинно-мозговой лягушкѣ внутренности не удалялись, чтобы не ставить внѣшнихъ препятствій правильному выполненію движеній. Препаратъ лежалъ на подставкѣ или висѣлъ въ воздухѣ.

Вскорѣ послѣ отравленія одной какой-нибудь стороны спинного мозга въ указанной области, при раздраженіи кожи передней конечности данной стороны замѣчается, во-первыхъ, сильное повышеніе периферической чувствительности на передней конечности, и, во-вторыхъ, усиленіе обычной реакціи на обѣихъ заднихъ конечностяхъ въ отвѣтъ на раздраженіе. Одно прикосновеніе къ кожѣ, которое до отравленія ни въ какомъ случаѣ не способно вызывать рефлексъ потиранія, теперь вызываетъ его съ чрезвычайной интенсивностью; въ тоже время этотъ послѣдній теперь можетъ повторяться нѣсколько разъ безъ приложенія новыхъ раздраженій¹⁾. И всякій разъ задняя конечность произво-

1) Весьма характерно, что при данномъ стрихнинномъ отравленіи

дить совершенно нормально всѣ манипуляціи потиранія. Въ тоже время передняя конечность неотравленной стороны остается при прежней чувствительности. Впрочемъ въ стадіи наибольшаго развитія отравленія и раздраженіемъ передней конечности неотравленной стороны можно бываетъ получить усиленные эффекты. Однако эти эффекты ничѣмъ не отличаются отъ тѣхъ, какіе наблюдаются при раздраженіи отравленной стороны. И въ данномъ случаѣ усиленный рефлексъ потиранія протекаетъ на отравленной сторонѣ.

Периферическая чувствительность заднихъ конечностей все время остается существенно неизмѣненной. Однако, когда препаратъ помѣщенъ на какой-нибудь подставкѣ, задняя конечность отравленной стороны обнаруживаетъ сильную тенденцію къ постоянному спонтанному сгибанію въ тазобедренномъ суставѣ, а задняя противоположная — сильную тенденцію къ постоянному разгибанію въ тазобедренномъ суставѣ и къ нѣкоторому такому же сгибанію въ колѣнномъ. Это состояніе суставовъ само по себѣ характерно для заднихъ конечностей въ рефлексъ потиранія. Но въ данномъ случаѣ это явленіе чисто тонического характера, и должно быть прежде всего обусловлено сильнымъ повышеніемъ чувствительности передней конечности отравленной стороны (раздраженіе которой вѣдь и должно вызывать указанное измѣненіе конечностей въ рефлексъ потиранія). Такимъ образомъ, описанное состояніе названныхъ сочлененій,

рефлексъ потиранія — по существу „болевой“, представляющій собою защитительную реакцію — вызывается неадекватными для рефлекса потиранія тактильными раздраженіями. Принимая во вниманіе, что по новѣйшимъ экспериментальнымъ даннымъ афферентный нейронъ, воспринимающій повреждающіе механическія раздраженія, является специфичнымъ только для такихъ раздраженій, и ни въ какомъ случаѣ не способенъ передавать тактильных раздраженій, (этотъ вопросъ резюмированъ у Page Mey. „Über sensorische Nerven und periphere Sensibilitäten.“ Ergebnisse der Physiologie, VIII. 1909. S. 657), то приходится предположить, что рефлексъ потиранія, вызванный при стрихнинномъ отравленіи тактильными раздраженіями, возникаетъ не обычнымъ путемъ, не путемъ возбужденія тѣхъ афферентныхъ нейроновъ, которые способны воспринимать „болевое“ раздраженіе, а съ афферентныхъ нейроновъ тактильной чувствительности. Значитъ, и афферентные нейроны тактильной чувствительности находятся въ извѣстной связи съ спинальнымъ координирующимъ аппаратомъ рефлекса потиранія.

въ которомъ часто такъ и *замираетъ препаратъ*, нужно считать за тоническое выраженіе рефлекса потиранія, за явленіе вполне аналогичное извѣстной тонической флексіи (на охлажденныхъ лягушкахъ).

При двухстороннемъ отравленіи названной области притягиваются уже обѣ заднія конечности къ корпусу; при этомъ усиленная флексія выступаетъ какъ въ тазобедренномъ, такъ и въ колѣнномъ суставѣ. Но и теперь при раздраженіи одной стороны рефлексъ потиранія очень рѣдко вызывается одновременно на обѣихъ сторонахъ. И въ данномъ случаѣ при вызовѣ рефлекса потиранія на одной конечности тотъ же рефлексъ, предсуществующій уже на другой, немедленно прекращается, какъ это наблюдается и на нормальной спинно-мозговой лягушкѣ¹⁾.

1) J. Gad наблюдалъ на лягушкахъ, отравленныхъ въ *pars brachialis* на уровнѣ II—IV паръ корешковъ, при раздраженіи кожи на задней конечности (?) сгибательныя судороги на обѣихъ заднихъ конечностяхъ. Эти сгибательныя судороги въ позднѣйшихъ стадіяхъ отравленія смѣнялись экстензорными. На этомъ основаніи Gad приходитъ къ выводу о наличности особаго центральнаго аппарата въ верхней части спиннаго мозга для длинныхъ дугъ, начинающихся и кончающихся въ заднихъ конечностяхъ. („Ueber Centren und Leitungsbahnen im Rückenmark des Frosches“. Archiv f. (Anat. u.) Physiologie. 1884, S. 304). Какъ это видно, изъ моихъ опытовъ, при строго локальномъ отравленіи этой области не только не происходитъ замѣны сгибательныхъ реакцій экстензорными, но даже сколько нибудь замѣтнаго повышенія периферической чувствительности въ заднихъ конечностяхъ. И S. Baglioni констатируетъ, что при стрихнинномъ отравленіи этой области никакого повышенія периферической чувствительности на заднихъ конечностяхъ не происходитъ; кромѣ того онъ нигдѣ не упоминаетъ, чтобы при отравленіи въ *p. brach.* сгибательныя реакціи заднихъ конечностей замѣнялись экстензорными. („Contributti alla fisiologia generale dei centri nervosi.“ Zeitschr. f. allgem. Phys. 1909. Bd. IX.) Отсюда слѣдуетъ, что въ опытахъ Gad'a стрихнинное отравленіе не было локальнымъ, что оно распространялось на *pars thoracalis*, и даже на *pars lumbalis*. И дѣйствительно, тѣмъ способомъ, къ которому Gad прибѣгалъ для локальнаго отравленія, нельзя было достигнуть точной локализациі яда. Онъ обнажалъ спинной мозгъ до пятого позвонка и укладывалъ область первыхъ трехъ паръ корешковъ на подушечку изъ фильтровальной бумаги, намоченной въ физиологическомъ растворѣ. Сверху тотъ же отдѣлъ мозга покрывался полоской фильтровальной бумаги, также намоченной въ физиологическомъ растворѣ. Затѣмъ на эти бумажки приливалось нѣсколько капель (?) смѣси равныхъ объемовъ однопроцентнаго стрихниннаго раствора и полупроцентнаго раствора поваренной соли. При этомъ неотравляемый участок обнажен-

Наконецъ слѣдуетъ отмѣтить еще одинъ фактъ. Именно, отвѣтная реакція задней конечности на „болевое“ раздраженіе кожи передней конечности отравленной стороны сохраняетъ характеръ рефлекса потиранія, направленного на раздражаемый участокъ; т. е. потираніе задней лапкой происходитъ прежде всего въ раздражаемомъ участкѣ.

Такимъ образомъ, судя по движеніямъ заднихъ конечностей, можно увѣренно высказать опять положеніе, что стрихнинное отравленіе въ *pars brachialis* не разстраиваетъ обычныхъ функціональных дѣйствій этого отдѣла мозга по отношенію къ рефлексу потиранія и что оно дѣйствуетъ лишь въ сторону чрезвычайнаго усиленія какъ возбуждающей, такъ и тормозящей дѣятельности по отношенію къ заднимъ конечностямъ, сохраняя при этомъ въ этихъ послѣднихъ способность къ локальной реакціи на раздраженіе передней конечности.

На основаніи даннаго фактическаго матеріала представляется вѣроятнымъ, что координація движеній на заднихъ конечностяхъ при раздраженіи передней (т. е. въ рефлексѣ потиранія) слгаается въ *pars brachialis* на сторонѣ раздражаемой передней конечности. Слѣдовательно, координирующій аппаратъ рефлекторныхъ дугъ потиранія, идущихъ отъ одной передней конечности къ обѣимъ заднимъ, по всей вѣроятности заложенъ въ *pars brachialis* и именно на сторонѣ данной передней конечности¹⁾.

ной части мозга отъ времени до времени смачивался фізіологическимъ растворомъ. При такихъ условіяхъ мозгъ всегда являлся достаточно влажнымъ, и стрихнинъ не могъ не распространиться черезъ эту влагу на весь спинной мозгъ. Слѣд., пока при значительномъ повышеніи возбудимости въ верхней части спинного мозга имѣло мѣсто небольшое усиленіе возбудимости въ *pars lumbalis*, Gad могъ вызывать усиленные сгибательныя движенія, (вѣроятно съ характеромъ или рефлекса потиранія, или сгибательнаго рефлекса, смотря по мѣсту раздраженія). Позднѣе же при дальнѣйшемъ распространеніи отравленія, когда, слѣдовательно, весь спинной мозгъ являлся въ извѣстной степени отравленнымъ, конечно и нельзя было вызвать сгибательныхъ движеній, какъ это и бываетъ при общемъ отравленіи животнаго.

1) Вопросъ о томъ, что координація рефлекторныхъ движеній слгаается въ сѣромъ веществѣ спинного мозга теперь не можетъ вызывать какихъ либо сомнѣній. Но до сихъ поръ еще не существуетъ общаго согласія по другому вопросу: какимъ частямъ сѣраго вещества слѣдуетъ

Въ заключеніе этого ряда опытовъ слѣдуетъ отмѣтить, что, если при локальномъ отравленіи въ изслѣдуемой области мы наблюдаемъ только усиленіе рефлексорныхъ реакцій, но при этомъ отнюдь не измѣняется ихъ основной характеръ по сравненію съ нормальнымъ животнымъ, то этотъ фактъ никоимъ образомъ не можетъ быть толкуемъ, какъ результатъ относительной слабости стрихниннаго отравленія. Я приведу здѣсь нѣкоторые признаки, которые опредѣленно говорятъ за наличность максимальнаго отравленія.

а. Повторное отравленіе извѣстнымъ растворомъ стрихнина одного и того же участка дѣйствуетъ всегда въ одномъ и томъ же направленіи; именно, чрезвычайно усиливаетъ обычную реакцію конечностей въ рефлексъ потиранія.

б. Производя стрихнинное отравленіе принятымъ здѣсь способомъ при условіи, что внутренности не удалены, мы можемъ наблюдать чрезвычайно повышенный рефлексъ потиранія въ теченіе 1—1½ часа (при раздраженіи передней конечности). За все это время заднія конечности сохраняютъ болѣе или менѣе нормальную периферическую чувствительность. Но позднѣе типичныя реакціи въ рефлексъ потиранія постепенно разстраиваются: заднія конечности начинаютъ отвѣчать общими судорожными сокращеніями мышцъ съ преобладающимъ дѣйствіемъ экстензоровъ, какъ это бываетъ при общемъ отравленіи животного. И тогда, что особенно важно, периферическая чувствительность заднихъ конечностей сильно повышается, и раздраженіе ихъ вызываетъ тѣже экстензорныя судороги, что и раздраженіе переднихъ конечностей. Отсюда мы должны заключить, что рефлексъ

приписать эту координирующую способность. Многіе современные физиологи на основаніи разнообразныхъ экспериментальныхъ данныхъ принимаютъ, что эфферентный аппаратъ не участвуетъ въ этой координаціи, что послѣдняя складывается въ интраспинальныхъ невропахъ. (Н. Е. Hering, Sherrington, Monakow, E. Beevor, S. Baglioni и др.) Всѣ ли интраспинальные невропы принимаютъ участіе, или только одна извѣстная часть, и если одна часть, то какая именно — вотъ вопросы, которые остаются до сихъ поръ совершенно открытыми. По Gad'у координація происходитъ въ клѣткахъ пучковъ (Strangzellen) изъ заднихъ роговъ; по Sherrington'у — въ невропахъ между передними и задними рогами; по Monakow'у же — въ невропахъ боковыхъ роговъ. (Вопросъ этотъ резюмированъ у Beevor'a: „Über die Koordination u. Repräsentation d. Muskelbewegungen im zentralen Nervensystem“ Ergebnisse der Physiologie. VIII. 1909. S. 326).

торные аппараты въ *pars lumbalis* тоже находятся подъ прямымъ воздѣйствіемъ стрихнина. Значить, если извѣстная доза стрихнина черезъ 1—1½ часа по приложеніи ея къ *pars brachialis* способна произвести сильное отравленіе всего рефлкторнаго аппарата, то тѣмъ болѣе эта доза должна была развить сильное отравленіе въ области ея приложенія за предшествующій періодъ чисто локальнаго дѣйствія.

Главнѣйшія данныя и выводы этого рода опытовъ съ одностороннимъ стрихниннымъ отравленіемъ въ *pars brachialis* сводятся къ слѣдующему.

1. Центральная дѣятельность отравленной области для рефлекса потиранія чрезвычайно усиливается какъ въ отношеніи чувствительности къ периферическимъ импульсамъ, такъ въ интенсивности отвѣтныхъ реципрокныхъ реакцій. А именно: возбужденіе на *triceps* соотвѣтствующей стороны и *semitendinosus* противоположной и торможеніе на *semit.* первой стороны и *tric.* другой одинаково испытываютъ сильное повышеніе и они вызываются не только „болевыми“ раздраженіями кожи на соотвѣтственной передней конечности и электрической тетанизаціей плечевого нерва, но и тактильными раздраженіями кожи и отдѣльнымъ индукціоннымъ ударомъ на нервъ, т. е. раздраженіями, которыя нормально не являются дѣйствительными. При чемъ реакція потиранія при раздраженіи кожи и въ данномъ случаѣ, какъ обыкновенно, прежде всего направляется на раздражаемый участокъ.

2. Периферическая чувствительность заднихъ конечностей не испытываетъ какихъ-либо измѣненій стрихниннаго происхожденія. Однако въ развитой стадіи отравленія тазо-бедренный суставъ отравленной стороны и колѣнный противоположной спонтанно обнаруживаютъ склонность къ постоянному сгибанію, а тазо-бедренный суставъ послѣдней стороны — къ постоянному разгибанію. Это состояніе должно представлять собою тоническое выраженіе рефлекса потиранія.

3. Координирующий аппаратъ рефлкторныхъ дугъ потиранія отъ данной передней конечности къ обѣмъ заднимъ по всей вѣроятности заложенъ въ *pars brachialis* на сторонѣ этой передней конечности.

IV.

Рефлексъ потиранія при стрихнинномъ отравленіи въ области сегментовъ VI—VIII пары корешковъ.

Какъ уже было указано въ I главѣ, рефлексъ потиранія вызывается не только черезъ *pars brachialis*, но и черезъ сегментъ VIII пары корешковъ (изъ *pars lumbalis*). А потому, отравивъ стрихниномъ спинной мозгъ въ этой послѣдней области съ одной изъ дорсолатерныхъ сторонъ, я имѣлъ возможность изслѣдовать измѣненіе тогоже рефлекса потиранія.

Бумажки, намоченныя въ растворъ яда, прикладывались не прямо къ восьмому сегменту, а къ VII-му; отсюда уже ядъ распространялся на сосѣдніе сегменты VI и VIII пары корешковъ. Какъ показали опыты, только въ условіяхъ приложенія яда не ниже VII сегмента можно было ограничить отравленіе настолько, чтобы оно охватывало сегментъ VIII пары корешковъ, но не распространялось позади этого сегмента, т. е. въ тѣ предѣлы спинного мозга, откуда уже вызывается не потираніе, а рефлексъ другого типа (сгибательный и разгибательный рефлексъ)¹⁾.

1) По Masius et Vanlair'у „рефлекторные центры“ для каждой данной пары корешковъ занимаютъ на лягушкѣ спинно-мозговой сегментъ который начинается сейчасъ позади этой пары корешковъ и кончается впереди какъ разъ позади мѣста вступленія послѣдующей краниально лежащей пары корешковъ. „De la situation et de l'étendue des centres réflexes de la moelle épinière, chez la grenouille. Mémoires couronnés et autres mémoires publiés par l'Académie royale de Belgique, tome XXI Bruxelles, 1870. Этотъ вопросъ резюмированъ у G. van Rynberk. „Über unisegmentale (monomere) Rückenmarkseflexe.“ Folia Neuro - biologica Band. 2. 1909. S. 719.

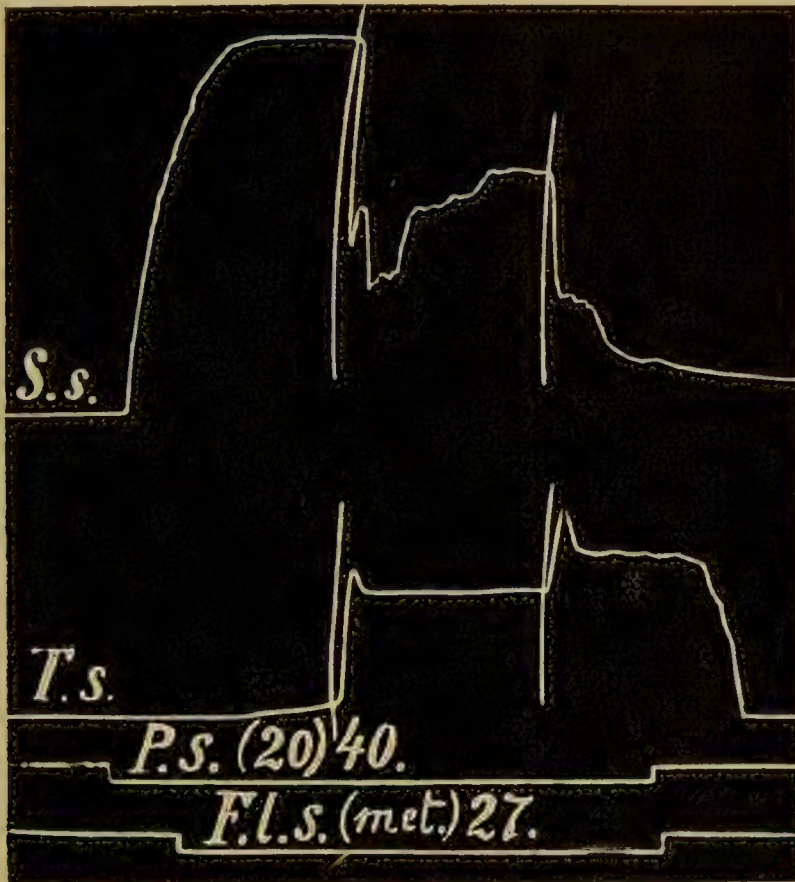
Рефлексъ потиранія вызывался или механическимъ раздраженіемъ кожи надъ *tríc.* или электрическимъ раздраженіемъ *n. cutanei femoralis lateralis*.

Для регистраціи эффектовъ брались тѣ же мышцы, что и въ предыдущемъ рядѣ опытовъ.

Съ развитіемъ стрихниннаго отравленія въ области VI—VIII сегментовъ обычная антагонистическая иннервація, свойственная рефлексу потиранія при раздраженіи кожи надъ *tríc.*, не только сохраняется, но и чрезвычайно усиливается подобно тому, какъ это наблюдалось въ опытахъ съ отравленіемъ въ *pars brachialis* при раздраженіи передней конечности соотвѣтствующей стороны. Сильно повышенная возбуждающая дѣятельность по отношенію къ *tríceps* соотвѣтствующей стороны и къ *semitendinosus* противоположной и тормозящая по отношенію къ двумъ другимъ изучаемымъ мышцамъ выступаетъ и здѣсь при неадекватныхъ для рефлекса потиранія раздраженіяхъ (прикосновеніе къ кожѣ, сотрясеніе воздуха) такъ же рѣзко, какъ и при адекватныхъ „болевыхъ“ раздраженіяхъ кожи или электрическомъ раздраженіи *n. cut. fem. lat.* Болѣе того, эта повышенная дѣятельность болѣе короткихъ дугъ рефлекса потиранія проявляется гораздо интенсивнѣе, чѣмъ это наблюдается по отношенію къ длиннымъ дугамъ того же рефлекса при отравленіи въ *pars brachialis*. Именно, какъ возбужденіе однихъ мышцъ, такъ и торможеніе другихъ выступаетъ особенно интенсивно и длительно. И прежде всего это явленіе характерно по отношенію къ раздраженію одиночными индукціонными ударами *n. cut. fem. lat.* До отравленія это раздраженіе не вызываетъ эффектовъ. Послѣ же отравленія при такомъ раздраженіи на *semit.* можетъ развиваться длительное торможеніе, ведущее къ сильному и продолжительному расслабленію положительнаго эффекта, вызваннаго пробнымъ раздраженіемъ (*n. peronei*), въ то время какъ *m. tríc.* этой стороны производитъ сильныя и длительныя сокращенія. Эти явленія иллюстрируются въ міограммахъ VI и VII-A и B.

Въ предыдущемъ рядѣ опытовъ съ отравленіемъ въ *pars brachialis* мною было указано, что въ тѣхъ случаяхъ, когда *tríc.* отравленной стороны отвѣчаетъ въ рефлексѣ потиранія на короткое раздраженіе длительнымъ тетаниче-

скимъ сокращеніемъ, *m. semit.* той же стороны все это время находится въ торможеніи. При отравленіи въ области VI—VIII сегментовъ и при раздраженіи *n. cut. fem. lat.* это явленіе также выступаетъ въ особенно рѣзкой формѣ. Для иллюстраціи его приводится міогр. VIII; эта міограмма даетъ картину реакціи при короткомъ тетанизирующемъ раздра-

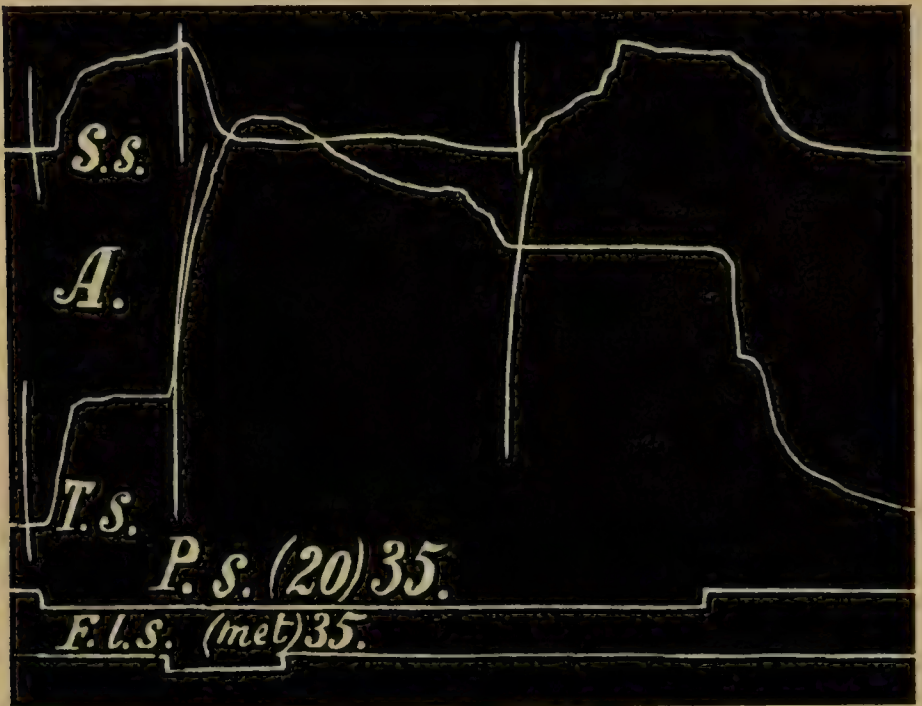


MIOPR. VI. Мышцы: *semit. sin.* (верх. кр.) и *tric. sin.* (ниж. кр.). Верхній сигналъ отмѣчаетъ время пробнаго раздраженія, приложеннаго къ *n. peroneus sin.* Нижній сигналъ отмѣчаетъ время, въ теченіе котораго было произведено раздраженіе *n. cut. femor. lat. sin.* двумя размыкательными индукціонными ударами. Отравленіе на лѣвой сторонѣ. Опытъ произведенъ въ развитой стадіи отравленія. Замѣчательный параллелизмъ въ степени торможенія на *semit.* и возбужденія на *tric.*

женіи. По прекращеніи раздраженія возбужденіе на *tric.* и торможеніе на *semit.* поддерживаются въ теченіе 10 секундъ.

На основаніи демонстрируемыхъ здѣсь міограммъ мы можемъ формулировать такой основной выводъ. Именно:

подъ вліяніемъ стрихниннаго отравленія повышенная интенсивность и продолжительность возбуждающей дѣятельности VI—VIII спинно-мозговыхъ сегментовъ въ рефлексѣ потиранія по отношенію къ одной мышцѣ (*triceps*) строго совпадаетъ съ повышенной интенсивностью и продолжительностью тормозящей дѣятельности ихъ въ томъ же рефлексѣ по отношенію къ другой (*semit.*). Кромѣ того, изъ этихъ же данныхъ можно усмотрѣть, что при стрихнинномъ отравленіи указанной области, какъ и на нормальномъ препаратѣ,



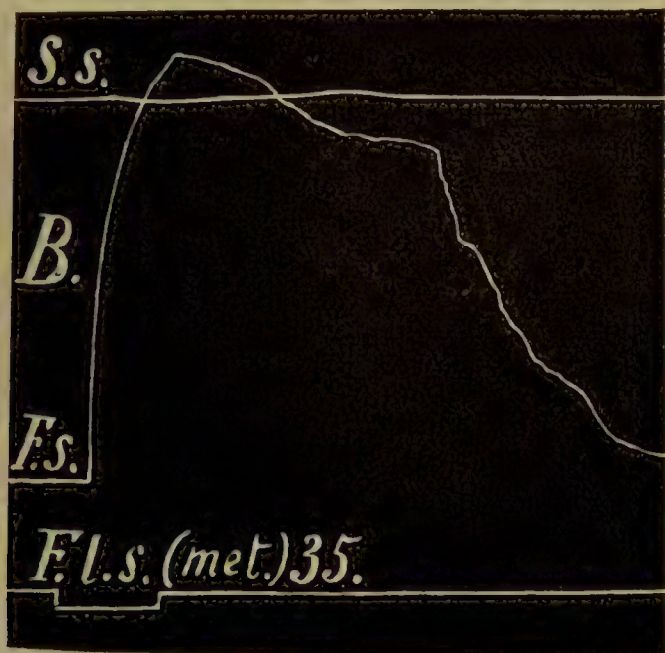
Миогр. VII-A. Мышцы: *semit. sin.* (верх. кр.) и *tric. sin.* (ниж. кр.). Верхній сигналъ отмѣчаетъ раздраженіе *n. peronei sin.* За время опусканія нижняго сигнала раздражается *n. cut. fem. lat. sin.* однимъ размыкательнымъ ударомъ. Отравленіе на лѣвой сторонѣ. Миограмма записана въ развитой стадіи отравленія. Пока длится усиленный тетанический эффектъ на *tric.* (около 3—4 сек.), *semit.* находится въ состояніи полного торможенія.

въ каждомъ данномъ рефлексѣ потиранія количественное измѣненіе въ степени возбужденія одной мышцы (*tric.*) строго совпадаетъ во времени съ количественнымъ измѣненіемъ въ степени торможенія другой (*semit.*).

Характеръ измѣненія реакцій неоперированныхъ и нефиксированныхъ заднихъ конечностей въ рефлексѣ потира-

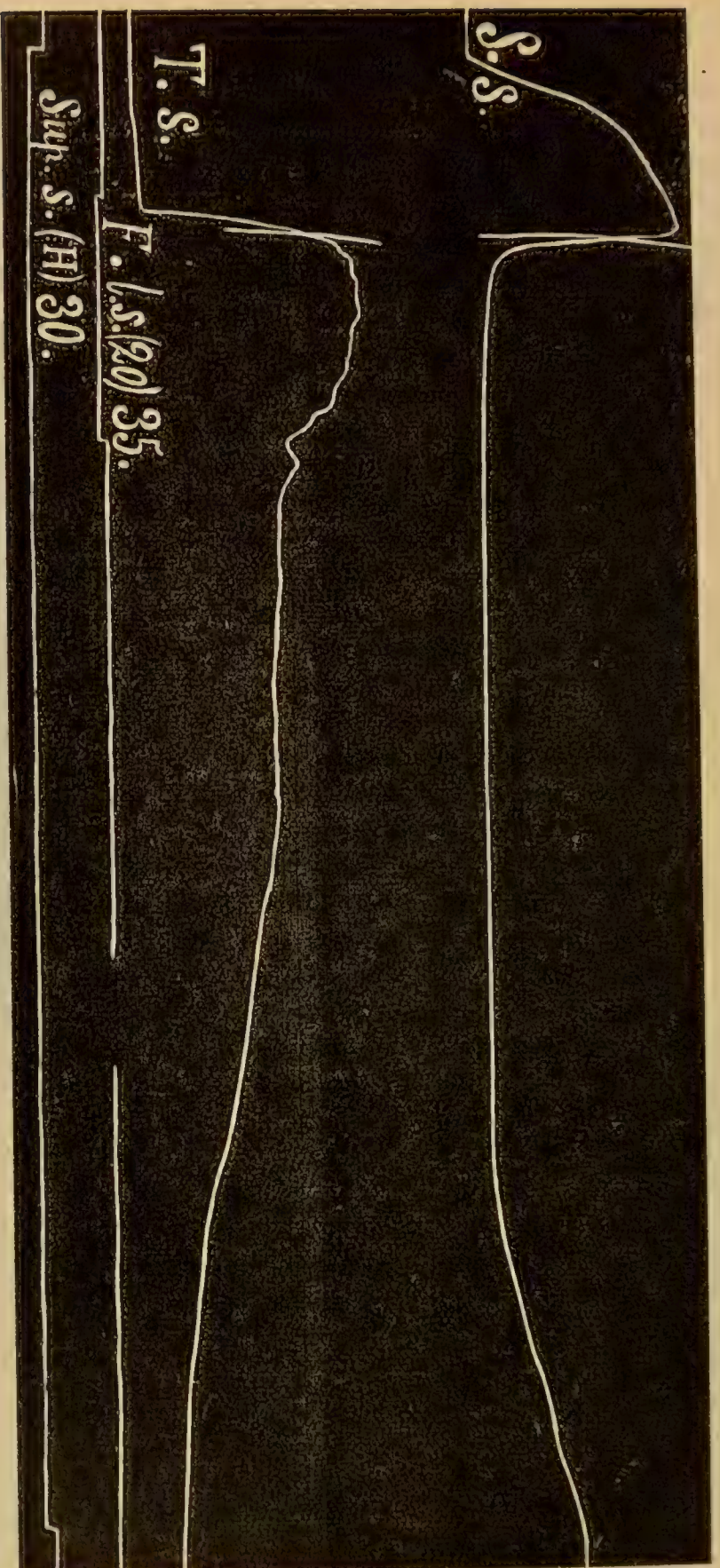
нія по отравленіи въ области VI—VIII сегментовъ вообще представляется таковымъ же, какъ при отравленіи въ *rag. brachialis*. Обычные эффе́кты потиранія протекають очень бурно и возобновляются нѣсколько разъ безъ повторнаго раздраженія. II здѣсь рефлексъ потиранія, вызванный болевымъ механическимъ раздраженіемъ кожи, направленъ прежде всего на раздражаемый участокъ.

Если отравить рассматриваемую область стрихниномъ и вызывать рефлексъ съ длинныхъ дугъ, т. е. напр. съ передней



Миогр. VII-B. Тѣ же мышцы, тотъ же препаратъ, то же раздраженіе п. *cut. fem. lat.* Миограмма записана черезъ 3 минуты послѣ предыдущей. Опытъ безъ комбинаціи съ пробнымъ раздраженіемъ. Миогр. приведена для сравненія съ предыдущей.

конечности на сторонѣ отравленія, то на нѣкоторыхъ препаратахъ по существу получаютъ тѣ же реакціи, что и при возбужденіи короткихъ дугъ (кожа надъ *triceps*). Такъ, при раздраженіи п. *brachialis* интенсивность и продолжительность антагонистическихъ эффе́ктовъ на всѣхъ четырехъ изучаемыхъ мышцахъ, повидимому тѣ же самыя, что и при раздраженіи п. *cut. fem. lat.* въ одномъ и томъ же рядѣ опытовъ. Но, что весьма характерно, пониженіе пороговъ возбудимости выражено для этого нерва довольно слабо и выступаетъ только лишь при



Міор. УПІ Мышцы: semit. sup. (верх. кр.) и tris. sup. (ниж. кр.). Верхній сигналъ отмѣчаетъ время раздраженія п. cut. lat. sup. Нижній сигналъ отмѣчаетъ пробное раздраженіе п. surerficis sup. При раздраженіи перваго нерва semit. показываетъ длительное разслабленіе эффекта, вызваннаго пробнымъ раздраженіемъ, а tris. — длительное сокращеніе. Съ ослабленіемъ послѣдняго сокращенія эффектъ пробоваго раздраженія на semit. снова увеличивается.

тетанизирующихъ электрическихъ и „болевыхъ“ механическихъ раздраженійхъ (щипаніе), въ то время какъ одиночные индукціонные удары и тактильные раздраженія (прикосновеніе) остаются безъ эффекта. Что же касается раздраженій перваго рода, вызывающихъ эффектъ, то хотя они исходятъ первичнымъ образомъ изъ области чувствующихъ нервовъ, относящихся къ *pars brachialis*, но вызванный ими рефлексъ всегда направленъ на ту область, которая подвергается стрихнинному отравленію. Т. е. при неоперированныхъ заднихъ конечностяхъ соотвѣтствующая задняя лапа производитъ потираніе кожи въ области, иннервируемой отравленными сегментами. Судя по этому обстоятельству можно думать, что усиленные эффекты, обязанные своимъ происхожденіемъ стрихнинному отравленію, при дѣйствующихъ раздраженіяхъ передней конечности вызываются изъ отравленного участка вторичнымъ путемъ — подъ вліяніемъ на него импульсовъ, исходящихъ отъ первично-возбужденной плечевой области спинного мозга.

Наблюдая въ послѣдовательныхъ стадіяхъ отравленія въ данной области эффекты, вызванные раздраженіемъ рецентивнаго поля сгибанія, напр.: кожи на пальцахъ или п. *peronei*... я не могъ констатировать на большинствѣ препаратовъ даже слабаго повышенія центральной дѣятельности для сгибательнаго рефлекса. Вполнѣ сохранялась нормальная реакція сгибанія и нормальное соотношеніе въ ней эффектовъ на *semit.* и на *tríc.* (т. е. на первой мышцѣ возникаетъ сильное сокращеніе при слабомъ сокращеніи или отсутствіи послѣдняго во второй); и, какъ обычно, раздраженіе п. *peronei* отдѣльными индукціонными ударами при умѣренной силѣ тока не вызывало на данныхъ мышцахъ какихъ-либо эффектовъ. Правда, въ нѣкоторыхъ случаяхъ нельзя было сомнѣваться въ наличности стрихниннаго вліянія по отношенію къ сгибательному рефлексу: во-первыхъ, въ очень небольшомъ пониженіи пороговъ для тетанизирующихъ раздраженій п. *peronei*; во-вторыхъ, въ сохраненіи периферической чувствительности на всей конечности отравленной стороны еще долгое время послѣ того, какъ задняя конечность неотравленной стороны перестаетъ реагировать на непосредственное раздраженіе. (Это явленіе болѣе продолжительнаго сохраненія периферической чувствительности

въ задней конечности отравленной стороны, чѣмъ на неотравленной, можно отмѣтить почти на каждомъ препаратѣ при одностороннемъ отравленіи въ *pars lumbalis*.) Однако, и въ этихъ случаяхъ интенсивность реакцій на изучаемыхъ мышцахъ не подвергалась особенному измѣненію и напр. по прежнему на *tríc.* сокращеніе или совсѣмъ отсутствовало или же вызывалось въ очень слабомъ видѣ.

Исходя изъ коренного различія между характерами эффектовъ, получаемыхъ соотвѣтственно съ рецептивныхъ полей потиранія и сгибанія по стрихнинномъ отравленіи въ области VI—VIII сегментовъ, а именно изъ того, что при наличности сильнаго стрихниннаго возбужденія центральной дѣятельности для рефлекса потиранія рефлексъ сгибанія не обнаруживаетъ на большинствѣ препаратовъ какихъ либо измѣненій, я прихожу къ такому выводу:

Координирующій аппаратъ рефлекторныхъ дугъ потиранія, возбуждаемыхъ черезъ VIII задній корешокъ, лежитъ въ области VI—VIII сегментовъ (вѣроятно прежде всего въ области одного VIII сегмента) и функціонируетъ обособленно отъ координирующаго аппарата рефлекторныхъ дугъ сгибательнаго рефлекса, возбуждаемыхъ черезъ IX и X задніе корешки. Наоборотъ, координирующій аппаратъ послѣднихъ дугъ долженъ быть заложенъ въ области IX и X сегментовъ и функціонировать обособленно отъ координирующаго аппарата рефлекса потиранія¹⁾.

1) Анатомическая обособленность спинно-мозговыхъ координирующихъ центровъ совершенно отрицается — Langendorff'омъ. (Nagel, Handbuch der Physiologie des Menschen. Bd. IV, S. 293.) Онъ находитъ, что рефлекторный центръ долженъ быть разсматриваемъ какъ „физиологическая комбинація, которая представляетъ одну только функціональную, но никакъ не анатомическую единицу.“ Каждый такой центръ долженъ состоять, по его мнѣнію, изъ суммы моторныхъ клѣтокъ, комбинація которыхъ достигается въ силу сосѣдства ихъ другъ съ другомъ и при посредствѣ „Strangzellen“. Причемъ, конечно, однѣ и тѣже Strangzellen (т. наз. клѣтки пучковъ, могутъ участвовать въ различныхъ функціональных комбинаціяхъ. Что центральный аппаратъ, обуславливающій координацію рефлекторныхъ движеній одного типа долженъ быть анатомически обособленъ отъ другихъ подобныхъ аппаратовъ видно однако изъ данныхъ Sherrington'a о чесательномъ рефлексѣ. (Über das Zusammenwirken der Rückenmarksreflexe und das Prinzip der gemeinsamen Strecke“ Ergebnisse der Physiologie. B. IV S. 796. „The Integrative Action of the Nervous system“. New-York. 1906. pp. 44—62. „Note on the Scratch-reflex of the Cat.“ Quarterly Journal

На основанні опытовъ съ локальнымъ отравленіемъ въ *pars brachialis* и въ области VI—VIII сегментовъ вліяніе стрихнина на центральную дѣятельность рефлекторныхъ дугъ потиранія представляется въ слѣдующемъ видѣ. При отравленіи одного опредѣленнаго спинно-мозгового участка повышается центральная дѣятельность тѣхъ рефлекторныхъ дугъ, которыя проходятъ черезъ соотвѣтствующіе отравляемому участку задніе корешки. Центральная же дѣятельность всѣхъ другихъ рефлекторныхъ дугъ остается болѣе или мѣнѣе неизмѣненной, притомъ не только дугъ другого типа рефлексъ, но и дугъ того же самого типа, но начинающихся черезъ другіе задніе корешки. (Такъ, при отравленіи въ *pars brachialis* рефлексъ потиранія отъ передней конечности подвергается чрезвычайному усиленію, но тотъ же рефлексъ отъ кожи надъ *triceps* и сгибательный рефлексъ сохраняютъ нормальную возбудимость. И, наоборотъ, при отравленіи въ области VI—VIII сегментовъ нормальная возбудимость рефлексъ потиранія отъ передней конечности и сгибательнаго рефлексъ остается неизмѣнной при сильномъ повышеніи возбудимости рефлексъ потиранія отъ кожи надъ *triceps*. Констатируемое мною въ этомъ случаѣ усиленіе антагонистическихъ реакцій отъ передней конечности можно приписать, какъ было уже высказано, возбужденію отравленнаго участка вторичнымъ образомъ, т. е. подъ вліяніемъ иррадіаціи импульсовъ изъ первично-возбужденныхъ центровъ, заложенныхъ въ *pars brachialis*.) Поэтому надо принять, что широкому рецептивному полю одного типа рефлексъ соотвѣтствуетъ широкая область однородно функционирующихъ координирующихъ элементовъ въ спинномъ мозгу. И данное на нормальномъ животномъ рефлекторное движеніе есть

of experim. Physiology. v. III 1910, p. 213). Рефракторная фаза, которая аккуратно проявляется въ чесательномъ рефлексѣ собаки 4—3 раза въ секунду и которая представляетъ „существенное условіе для координаціи чесательнаго рефлексъ“, по его изслѣдованіямъ складывается, по всей вѣроятности, въ опредѣленныхъ (нитраспинальныхъ) нейронахъ, заключенныхъ между эфферентнымъ аппаратомъ заднихъ конечностей и афферентными нейронами, начинающимися въ рецептивномъ полѣ чесательнаго рефлексъ. И, конечно, совершенно не мыслимо, какъ это указываетъ и Sherrington, чтобы эти нитраспинальные нейроны участвовали въ координаціи другихъ рефлекторныхъ движеній, напр. сгибательнаго рефлексъ.

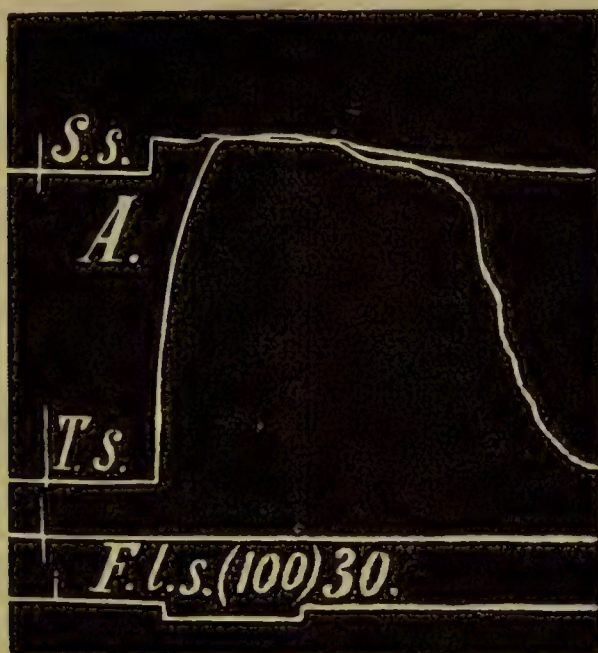
не просто результатъ дѣятельности всѣхъ координирующихъ элементовъ извѣстнаго рефлѣкторнаго типа, но прежде всего одной части ихъ лежащей на уровнѣ тѣхъ корешковъ, черезъ которые проходятъ чувствующие волокна отъ раздражаемаго участка рецептивнаго поля¹⁾.

На однихъ препаратахъ, отравленныхъ въ области VI—VIII сегментовъ стрихниномъ, типичная антагонистическая картина реакцій на изучаемыхъ мышцахъ сохраняется до конца опытовъ, до полной потери рефлѣкторной дѣятельности. Но на другихъ препаратахъ въ послѣднихъ стадіяхъ отравленія картина реакцій претерпѣваетъ существенное измѣненіе. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ это измѣненіе начинается съ того, что чисто антагонистическіе эффекты прежняго типа вызываются только при сравнительно сильныхъ раздраженіяхъ; наоборотъ, болѣе слабое раздраженіе вызываетъ сокращеніе и на мышцѣ, обычно тормозящейся, т. е. на *semit*. Но это сокращеніе наблюдается лишь при началѣ раздраженія и расслабляетъ въ моментъ максимальнаго сокращенія *tricipitis*. Однако легко доказать, прикладывая пробное раздраженіе къ *n. pectoris*, что въ этомъ случаѣ начальное сокращеніе въ *m. semit.* при возбужденіи рецептивнаго поля потиранія протекаетъ на фонѣ торможенія, ибо при такой комбинаціи раздраженій происходитъ не усиленіе, а расслабленіе эффекта, вызваннаго съ *n. pectoris*. Бываютъ случаи, что на стрихнинизированныхъ подобнымъ образомъ препаратахъ сокращеніе въ *m. semit.* длится все время тетанизаціи. И въ стадіи опытовъ, когда это сокра-

1) На основаніи моихъ новыхъ опытовъ, произведенныхъ уже за время печатанія этой работы, слѣдуетъ привести важную поправку къ изложенному сейчасъ выводу. На нѣкоторыхъ экземплярахъ восьмая пара заднихъ корешковъ оказывается весьма слабо развитой. Въ такихъ случаяхъ чувствующие волокна отъ кожи надъ *triceps* или отъ *n. cut. femoralis lateralis* цѣликомъ или въ главной своей части вступаютъ въ мозгъ черезъ девятый задній корешокъ. Однако и здѣсь только отравленіе VI—VI-го сегментовъ производитъ повышеніе рефлѣкса потиранія при раздраженіи кожи надъ *triceps*. Отравленіе же IX-го сегмента не оказываетъ на этотъ рефлѣксъ какого либо непосредственнаго вліянія. (Въ этихъ новыхъ опытахъ VIII-ая пара заднихъ корешковъ еще до отравленія подвергалась перерѣзкѣ). Фактъ самъ по себѣ заслуживаетъ вниманія, но къ сожаленію я не могу входить сейчасъ въ подробное его изложеніе.

щеніе незначительной амплитуды, имѣется полная возможность экспериментально обнаружить сопутствующее ему торможение. На міогр. IX-A—B, такое торможение, сопутствующее сокращенію *semitendinosi*, и констатируется комбинаціей раздраженій *n. cut. fem. lat.* и *n. peronei*.

Указанные моменты являются переходными къ полному разстройству антагонистическихъ реакцій въ рефлексъ потиранія, когда уже каждое дѣятельное раздраженіе въ рецептивномъ полѣ потиранія вызываетъ и на *semit.* значи-

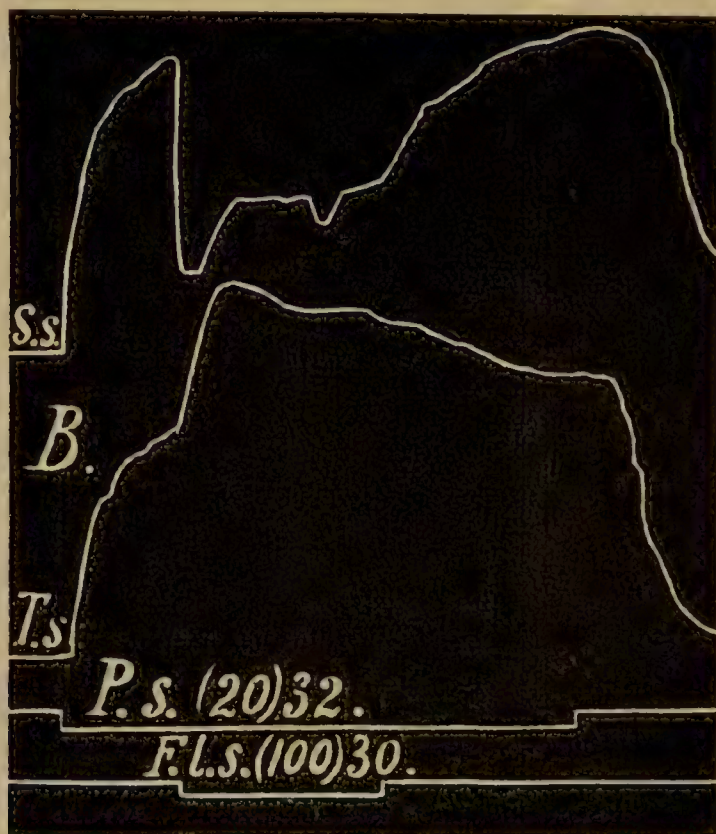


Миогр. IX-A. Мышцы: *semit. sin.* (верх. кр.) и *tric. sin.* (ниж. кр.). Нижний сигналъ отмѣчаетъ раздраженіе *n. cut. fem. lat. sin.* безъ комбинаціи съ раздраженіемъ *n. peronei*. Отравленіе на лѣвой сторонѣ. Миогр. приведена для сравненія съ послѣдующей — IX-B.

тельное сокращеніе. Въ этомъ состояніи препарата совершенно невозможно обнаружить при посредствѣ пробнаго раздраженія наличность торможенія для *semit.* Однако это разстройство рефлекторныхъ реакцій не всегда доходитъ до такого полного развитія. Нерѣдко оно ограничивается во всемъ опытѣ тѣмъ, что хотя на *semit.* и выступаетъ сокращеніе, по оно небольшой амплитуды и протекаетъ параллельно съ торможеніемъ той же мышцы.

То же самое слѣдуетъ сказать относительно реакцій одноименныхъ мышцъ на противоположной сторонѣ. И здѣсь, на нѣкоторыхъ препаратахъ первоначально сильно повышенныя реципрокныя реакціи испытываютъ позднѣе полное разстройство, т. е. и на *tríc.* начинается сокращеніе.

То, что на такихъ препаратахъ наблюдается при раздраженіи *n. cut. fem. lat.* отравленной стороны по отношенію



Міогр. IX-B. Тѣ же мышцы, тотъ же препаратъ, то же раздраженіе *n. cut. fem. lat. sim.* произведено за время пробнаго раздраженія *n. peronei* (верхній сигналъ).

къ изучаемымъ мышцамъ, можетъ быть прослѣжено на тѣхъ же препаратахъ и при раздраженіи *n. brachialis*.

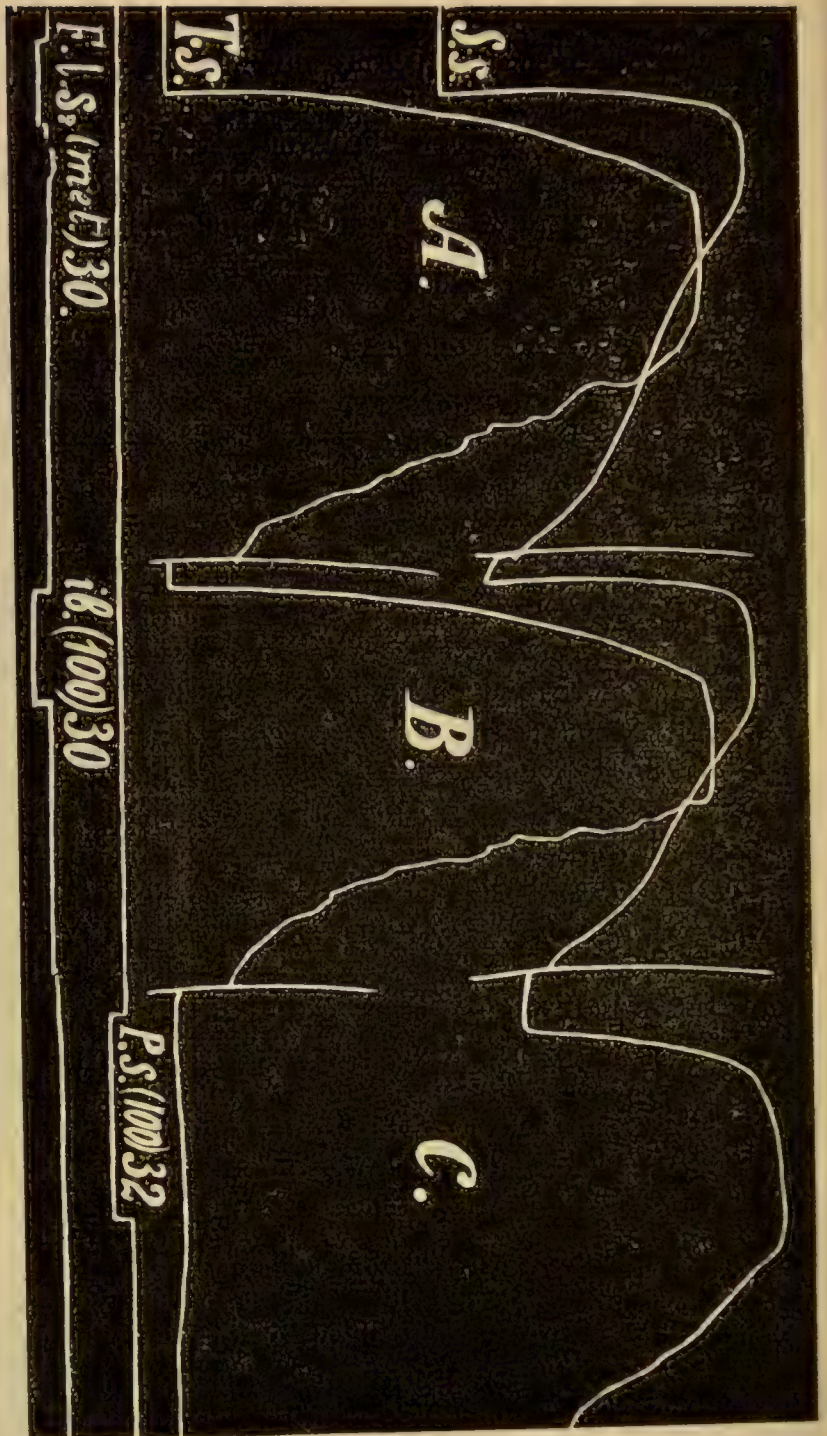
При наблюденіи неоперированныхъ и нефиксированныхъ конечностей моментъ наиболѣе сильнаго разстройства антагонистическихъ реакцій въ рефлексъ потиранія выражается тѣмъ, что при раздраженіи рецептивнаго поля потиранія наступаетъ судорожное вытягиваніе обѣихъ заднихъ конечностей.

Теперь предстоит намъ разобраться въ условіяхъ, ведущихъ къ разстройству въ рефлексѣ потиранія.

Разстройство антагонистическихъ реакцій въ рефлексѣ потиранія чаще всего наблюдается на такихъ препаратахъ, которые показываютъ нѣкоторую повышенную возбудимость во всей задней конечности — явленіе, которое въ однихъ случаяхъ могло быть обусловлено распространеніемъ стрихнина на сегменты IX и X пары корешковъ. Однако, по моимъ наблюденіямъ безусловной связи между указанной повышенной возбудимостью и разстройствомъ антагонистическихъ реакцій въ рефлексѣ потиранія не существуетъ. Нерѣдко это разстройство происходитъ и при сохраненіи въ задней конечности нормальной периферической чувствительности и даже при значительномъ ея ослабленіи (конечно, внѣ области рецептивнаго поля потиранія). Слѣдовательно, для разстройства антагонистическихъ реакцій въ рефлексѣ потиранія благопріятнымъ, но, какъ видно, не неизбѣжнымъ условіемъ является повышенная рефлекторная дѣятельность въ области сегментовъ IX и X паръ корешковъ.

Сравнивая эффекты на *semit.*, полученные, съ одной стороны, при оптимальномъ раздраженіи *n. peronei*, а, съ другой, при раздраженіи *n. cut. fem. lat.* въ стадіи полного разстройства антагонистическихъ реакцій, мы замѣчаемъ значительное совпаденіе ихъ амплитудъ въ каждомъ рядѣ опытовъ. Такъ напр., въ тѣхъ случаяхъ, когда возбудимость сгибательнаго рефлекса почему либо является ослабленной и оптимальное раздраженіе первого нерва вызываетъ на *semit.* слабый эффектъ, тогда и при раздраженіи второго положительный эффектъ на этой мышцѣ является столь же слабымъ. Но послѣдній тѣмъ болѣе длителенъ, чѣмъ длительноѣ сокращеніе на *trac. Mioгр. X* иллюстрируетъ это явленіе.

Сообщенные здѣсь факты даютъ намъ основаніе предположить, что въ стадіи разстройства антагонистическихъ реакцій въ рефлексѣ потиранія вызываемое сокращеніе на *semit.* обязано въ своемъ возникновеніи возбужденію тѣхъ координирующихъ элементовъ, которые обычно функционируютъ въ рефлексѣ сгибанія. Возбужденіе же указанныхъ элементовъ происходитъ вторичнымъ путемъ въ силу повышенной иррадіаціи импульсовъ первично-возбужденнаго от-

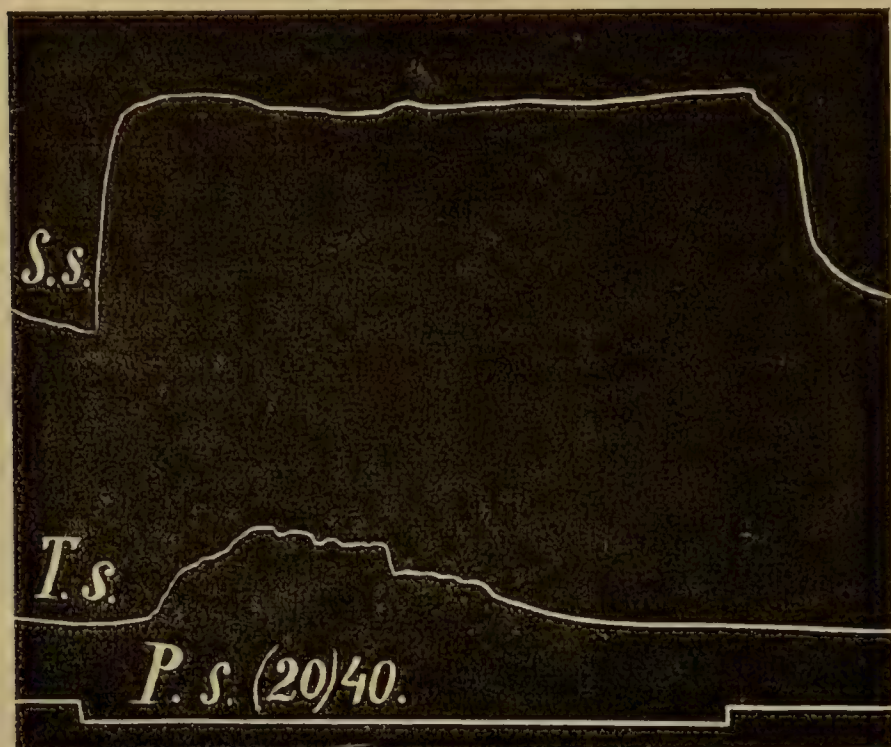


Міотр. X. Мышцы: sem. sin. (верх. кр.) и tris. sin. (ниж. кр.). Верхній сигналъ отмѣчаетъ раздраженіе п. regioneі sin. (опытъ C); нижній сигналъ отмѣчаетъ раздраженіе п. cut. fem. lat. sin. — (опыты A и B). Въ оп. A это раздраженіе произведено однимъ размыкаемымъ ударомъ, а въ опытъ B — тетанизирующимъ раздраженіемъ. Отраженіе на лѣвой сторонѣ. Опытъ C съ раздраженіемъ п. regioneі произведенъ 5 минутъ спустя послѣ первыхъ.

равленного участка въ области VI—VIII сегментовъ, а, слѣдовательно, отчасти и отъ координирующаго аппарата рефлекса потиранія данной области.

Въ добавленіе къ описанному ряду опытовъ я долженъ остановиться еще на одномъ интересномъ явленіи. Мною было констатировано, что при условіи отравленія сегментовъ VI—VIII паръ корешковъ раздраженіе рецептивнаго поля сгибанія вызываетъ по прежнему лишь сгибательное движеніе. Однако это наблюдается не при всѣхъ условіяхъ опыта. При наличности нѣкоторыхъ особыхъ условій можно возбудить отсюда и рефлексъ потиранія. Для вызова такого рефлекса требуется прежде всего значительный предварительный отдыхъ препарата, затѣмъ бѣольшая возбудимость координирующихъ элементовъ флексорнаго рефлекса, и наконецъ сильное развитіе стрихниннаго отравленія въ элементахъ рефлекса потиранія. И тогда первое раздраженіе или даже рядъ раздраженій, приложенныхъ къ *n. peroneus*, можетъ вызывать сильное тетаническое сокращеніе на *tríc.* вмѣстѣ съ небольшимъ заторможеннымъ сокращеніемъ на *semit.* Что въ начальной картинѣ извращенныхъ эффе́ктовъ мы имѣемъ дѣло съ рефлексомъ потиранія, видно изъ того, что за время этихъ эффе́ктовъ обѣ заднія конечности приходятъ въ интенсивную дѣятельность, характерную для возбужденія рецептивнаго поля потиранія на отравленныхъ препаратахъ. И, конечно, за время дѣятельности координирующаго аппарата потиранія имѣетъ мѣсто и возбужденіе координирующаго аппарата сгибанія, но послѣднее проявляется на *semit.* лишь слабо въ видѣ сокращенія небольшой амплитуды по причинѣ значительной тормозящей иннерваціи со стороны первого. И что данное сокращеніе *m. semit.* возникаетъ благодаря возбужденію элементовъ сгибательнаго рефлекса, между прочимъ вытекаетъ изъ того, что въ той же стадіи опытовъ при раздраженіи рецептивнаго поля потиранія на этой мышцѣ развивается полное торможеніе (безъ сопутствующаго сокращенія). Такимъ образомъ, въ этихъ опытахъ мы имѣемъ дѣло съ явленіемъ, вполне тождественнымъ съ тѣмъ, какое можетъ наблюдаться при комбинаціи раздраженій *n. peronei* и *n. cut. fem. lat.* одной отравленной стороны. Такое измѣненіе эффе́ктовъ отъ раздраженія *n. peronei* довольно ясно

иллюстрируется въ міогр. XI А—В. Міогр. XI-А даетъ картину реакціи на раздраженіе п. *peronei* черезъ 15 минутъ по отравленіи, когда еще получались сгибательные эффекты при любомъ раздраженіи этого нерва. Міогр. XI-В даетъ картину реакціи при томъ же условіи раздраженія черезъ 30 минутъ по отравленіи, когда съ тогоже нерва начинается вызываться и рефлексъ потиранія.

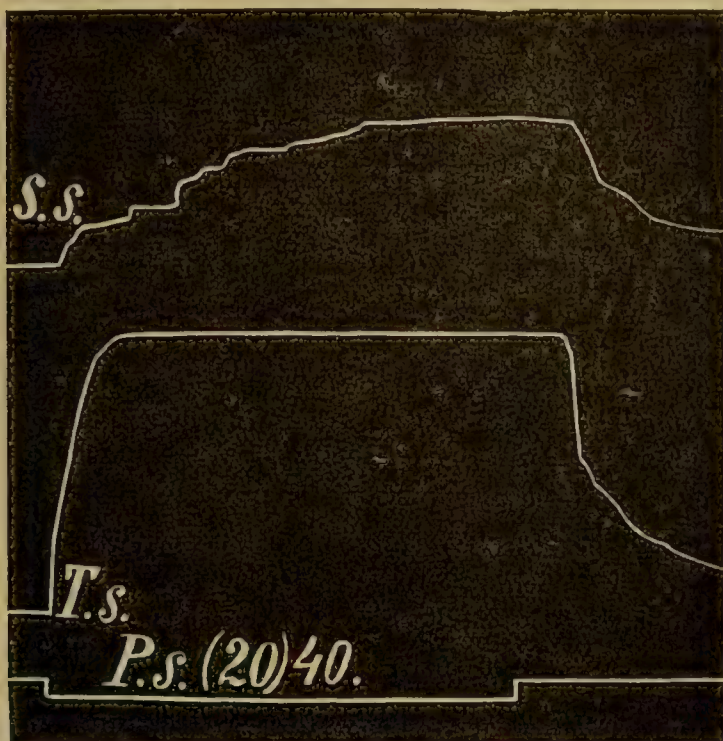


Міогр. XI-А. Мышцы: *semit. sin.* (верх. кр.) и *tric. sin.* (ниж. кр.). Сигналь отмѣчаетъ время раздраженія п. *peronei sin.* Отравленіе произошло на лѣвой сторонѣ.

Описанныя здѣсь явленія наблюдаются при совершенно нормальной периферической чувствительности. Пороги для нихъ не показываютъ особеннаго пониженія; также и раздраженіе п. *peronei* отдѣльными индукціонными ударами умѣренной силы тока не вызываетъ эффектовъ. Это обстоятельство указываетъ, что возбужденіе рефлекса потиранія происходитъ не первичнымъ путемъ, т. е. не путемъ непосредственнаго возбужденія отравленнаго участка съ афферентныхъ нейроновъ рецептивнаго поля сгибанія. Впрочемъ

такой вывод напрашивается и въ виду того, что рефлексъ потирания здѣсь имѣетъ мѣсто при достаточномъ для сгибательнаго рефлекса раздраженіи и что онъ можетъ быть наблюдаемъ лишь при первыхъ пробахъ послѣ продолжительнаго отдыха.

Изъ данныхъ о разстройствѣ сгибательнаго рефлекса слѣдуетъ, что наблюдаемое на лягушкахъ, отравленныхъ въ области VI—VIII сегментовъ, при раздраженіи п. регоней рефлекторное движеніе съ характеромъ рефлекса потирания



Міогр. XI-B. Тѣ же мышцы, тотъ же препаратъ, то же раздраженіе п. регоней. Опытъ произведенъ въ позднѣйшей стадіи отравленія послѣ предварительнаго отдыха въ 5 минутъ.

должно быть по всей вѣроятности толкуемо, какъ вторичное явленіе, обязанное своимъ происхожденіемъ иррадіаціи импульсовъ съ первично-возбужденной дуги сгибательнаго рефлекса на отравленный участокъ.

Сопоставляя данныя, относящіяся къ взаимодѣйствіямъ между координирующими аппаратами, мы видимъ, что вліяніе извѣстнаго координирующаго центра на другіе должно быть

тѣмъ сильнѣе, чѣмъ сильнѣе будетъ возбужденъ этотъ центръ, что обыкновенно обозначаютъ терминомъ иррадіаціи. Но какъ другіе центры будутъ вовлекаться въ сферу вліянія даннаго центра — это опредѣляется повидимому слѣдующими двумя факторами. Первый и наиболѣе важный — это принадлежность другого, вовлекаемаго вторично въ сферу дѣйствія центра, къ одному и тому же рефлекторному типу. Въ самомъ дѣлѣ взаимное вліяніе координирующихъ аппаратовъ одного и того же рефлекса, хотя и расположенныхъ въ различныхъ областяхъ спинного мозга, выступаетъ въ значительно болѣе рѣзкой формѣ, чѣмъ вліяніе аппаратовъ, принадлежащихъ къ различному роду рефлексовъ. Такъ, мы видѣли, что при отравленіи въ области VI—VIII сегментовъ, вліяніе возбужденій, идущихъ съ рефлекторныхъ дугъ, начинающихся въ *pars brachialis*, на данный участокъ можно прослѣдить на рядѣ препаратовъ при обычныхъ условіяхъ, въ то время какъ возбужденіе того же отравленнаго участка съ *p. peduncus* или другими словами съ поля сгибанія требуетъ для своего проявленія особыхъ благопріятныхъ условій. Вторымъ важнымъ факторомъ является анатомическая близость между взаимодействующими координирующими аппаратами. Такъ, сгибательные эффекты гораздо легче наблюдаются отъ возбужденій, возникающихъ въ отравленной области VI—VIII сегментовъ, чѣмъ въ отравленной же плечевой области мозга. Точно также, если возбужденіе возникаетъ первичнымъ образомъ въ области сгибательнаго рефлекса, то эффектъ отъ него можетъ скорѣе сказаться на иннервацию отравленнаго участка въ области VI—VIII сегментовъ и его обыкновенно совсѣмъ не наблюдается, когда отравленіе дѣйствуетъ въ *pars brachialis*.

Главнѣйшія данныя и выводы этой главы заключаются въ слѣдующемъ:

1. При стрихнинномъ отравленіи въ области VI—VIII сегментовъ чрезвычайно усиливаются въ рефлексъ потиранія отъ кожи надъ *tric.* обычныя реакціи всѣхъ четырехъ изучаемыхъ мышцъ, характеризующія рефлексъ потиранія. Порогъ раздраженія сильно понижается для всѣхъ изучаемыхъ антагонистическихъ эффектовъ, и это сказывается не только по отношенію къ „болевымъ“ меха-

ническимъ раздраженіямъ кожи и электрической тетанизаціи нерва (*n. cut. fem. lat.*), но и въ томъ обстоятельствѣ, что теперь рефлексъ потиранія со всѣми его свойствами выступаетъ также подъ вліяніемъ прикосновенія къ кожѣ и одиночныхъ индукціонныхъ ударовъ на нервъ.

2. При указанномъ чрезвычайномъ повышеніи центральной дѣятельности, характеризующей рефлексъ потиранія, возбудимость рефлекторныхъ дугъ сгибанія обычно не обнаруживаетъ какихъ либо измѣненій стрихниннаго происхожденія.

3. Изъ подобнаго рода опытовъ можно придти къ заключенію, что координирующій аппаратъ для указаннаго рефлекса потиранія лежитъ въ предѣлахъ VI—VIII сегментовъ спинного мозга, и что координирующій аппаратъ сгибанія лежитъ на высотѣ IX—X сегментовъ; причемъ какъ тотъ, такъ и другой аппаратъ функционируетъ обособленно другъ отъ друга.

4. На нѣкоторыхъ, въ большинствѣ случаевъ на особенно чувствительныхъ препаратахъ, чрезвычайно повышенныя реципрокныя реакціи въ рефлексѣ потиранія въ слѣдующихъ стадіяхъ опыта начинаютъ разстраиваться. Сокращеніе выступаетъ и на *semit.* соотвѣтствующей стороны и на *tric.* противоположной. При этомъ въ стадіи наиболѣе сильнаго разстройства антагонистическихъ реакцій сокращеніе первой мышцы по своей амплитудѣ представляетъ тогда извѣстный параллелизмъ съ реакціонной способностью рефлекторнаго аппарата на возбужденіе рецептивнаго поля сгибанія.

5. При такомъ состояніи разстройства реципрокныхъ реакцій, когда на *semit.* получается сокращеніе небольшой амплитуды (а такое состояніе можетъ продолжаться въ однихъ случаяхъ до полной потери рефлекторной дѣятельности) можно обнаружить въ центральной иннерваціи *semit.* наряду съ возбужденіемъ и извѣстную степень торможенія.

6. Указанное разстройство въ реципрокной реакціи по отношенію къ *semit.* должно быть приписано возбужденію координирующаго аппарата сгибательнаго рефлекса подъ вліяніемъ импульсовъ, иррадирующихъ изъ возбужденнаго отравленнаго участка, а слѣд. отчасти и отъ координирующихъ элементовъ рефлекса потиранія отравленной области.

7. На нѣкоторыхъ препаратахъ антагонистическія реакціи отъ переднихъ конечностей въ рефлексѣ потиранія

также обнаруживают при отравлении въ изслѣдуемой области значительное усиленіе, но при тактильных раздраженіяхъ и при раздраженіи *n. brachialis* отдѣльными индукціонными ударами не могутъ быть вызваны. Однако и здѣсь первоначально сильно повышенная рецепторная дѣятельность позднѣе можетъ разстраиваться въ той же самой послѣдовательности, какъ это имѣетъ мѣсто при раздраженіи *n. cut. fem. lat.* или кожи надъ *tric.*

8. Что касается усиленныхъ антагонистическихъ реакцій съ передней конечности, то можно предположить, что онѣ обуславливаются вторичнымъ возбужденіемъ элементовъ, заложенныхъ въ VI—VIII сегментахъ, ибо характерно, что на цѣлыхъ конечностяхъ потираніе направляется на участки кожи, иннервируемые отсюда.

9. Обычно при отравленіи въ области VI—VIII сегментовъ раздраженіе рецептивного поля сгибанія вызываетъ только лишь сгибательный рефлексъ. Однако, при нѣкоторыхъ условіяхъ (именно: 1) при большей возбудимости координирующихъ элементовъ сгибательного рефлекса, 2) при значительномъ развитіи стрихниннаго отравленія въ указанной области и 3) послѣ достаточнаго предварительнаго отдыха) можно вызвать раздраженіемъ *n. peronei* и рефлексъ потиранія.

10. Вызовъ отсюда рефлекса потиранія можно приписать иррадіаціи импульсовъ изъ координирующихъ элементовъ сгибанія на отравленный участокъ.

11. Изъ положеній 6, 8 и 10 можно заключить, что когда возбуждаются извѣстные координирующіе центры, то дѣйствующія здѣсь возбужденія способны вовлекать въ сферу реакціи и другіе координирующіе элементы. И это происходитъ легче для этихъ другихъ элементовъ, если они принадлежатъ къ одному и тому же типу рефлекса, (такъ напр. къ типу рефлекса потиранія), или если они представляютъ извѣстную анатомическую близость съ первично-возбужденными элементами.

Содержаніе даннаго сообщенія представляетъ собой изложеніе первой части моихъ изслѣдованій надъ рефлексаторнымъ аппаратомъ и относится къ 1909—10 гг.

J. S. Beritoff.

Ueber die reziproke Innervation der Skelettmuskeln bei der lokalen Strychninvergiftung des Rückenmarkes.

(Zusammenfassung.)

Für gewöhnlich wird die Einwirkung des Strychnins auf den reflektorischen Apparat bei allgemeiner Vergiftung des Tieres untersucht. Wie bekannt erweist sich die Koordination der Bewegungen als vollkommen zerstört und jeder Reiz wird vom Tier mit allgemeinen Krämpfen beantwortet. Ja, sogar jene Muskeln, die normaler Weise in einem gewissen Reflexe sich durch Hemmung beteiligen, beginnen jetzt durch Kontraktion zu reagieren. (Sherrington 1905, 1907). Doch unzweifelhaft kann man am strychnisierten Tiere unter gewissen Bedingungen auch starke und ausgedehnte Hemmungen hervorrufen. (Wedensky 1906, Wedensky u. Fürst A. Uchtomsky 1908).

Es scheint von Interesse näher zu untersuchen, wie sich Erregungen und Hemmungen in einem bestimmten Reflexe verhalten, wenn bloss der an diesem Reflex beteiligte Abschnitt des Zentralnervensystems der Vergiftung unterliegt. Es ist daher wünschenswert zu einer lokalen Vergiftung zu greifen und die möglichen Veränderungen der erregenden und hemmenden Reaktionen innerhalb dieses Reflexes zu verfolgen.

Es wurden schon einige Versuche gemacht, die Einwirkung des Strychnins bei Applikation desselben auf begrenzte Rückenmarksabschnitte zu untersuchen. So verfuhr Gad in 1884; eine grössere Anzahl derartiger Versuche wurde von S. Baglioni unternommen (1900—1910). In mehreren davon legte

er das Rückenmark des Frosches in seinem grösseren Teil vollkommen frei, um sodann bloss einen bestimmten Abschnitt desselben der Vergiftung zu unterwerfen. Die elektrische Reizung geschah mittelst einer von ihm konstruierten Punkt-elektrode, welche irgend eine Rückenmarksstelle berührte;

Meine ersten Versuche wurden auch bei derselben Versuchsanordnung ausgeführt. Doch konnte ich mich bald überzeugen, dass schon bei einer nicht sehr hohen Verstärkung der Induktionsströme diese auf die weiter liegenden Punkte einzuwirken beginnen; demnach kann von einer strengen Lokalisation der Erregungen keine Rede sein, wenn man nicht stets in der Nähe der Reizschwelle experimentiert. Deshalb wurde in meinen weiteren Untersuchungen die Methodik verändert und für dieselben folgende experimentelle Aufgabe aufgestellt. Als Gegenstand eines eingehenden Studiums diente mir der Abwischreflex am Frosche, wie dieser sich an *M. triceps* und *M. semitendinosus* äussert. Das Rezeptivfeld dieses Reflexes ist ziemlich ausgedehnt und umfasst am Frosche die Hautbezirke, in denen sich die sensiblen Nerven: *brachialis*, *cutanei spinales mediales IV—VIII* und *cut. femoralis lateralis* sich verbreiten. Dieser Reflex an den bezeichneten Muskeln erweist sich bei normalen Bedingungen sehr konstant: indem der erste Muskel sich kontrahiert, erfährt der zweite dabei eine Hemmung¹⁾. Dieselben Muskeln an der anderen Körperseite äussern eine entgegengesetzte Reaktion, d. h. es kontrahiert sich hier *M. semitendinosus* und *M. triceps* verfällt in den Hemmungszustand. Dass die Hemmung in diesen Fällen wirklich zustande kommt, tritt es nicht nur aus der Tatsache hervor, dass der gehemmte Muskel manchmal eine unter die Abszisse sinkende Linie zu dieser Zeit zeichnet, sondern weit ausschaulicher aus dem folgenden Verfahren: Bevor wir den Abwischreflex hervorrufen, lassen wir vorläufig den in einem gewissen Sinne entgegengesetzten Reflex in Bezug auf die zu untersuchenden

1) In meiner Darstellung habe ich die Absicht bloss die erste Phase des Abwischreflexes zu betrachten, ohne die nachfolgenden Phasen zu behandeln, wo *M. triceps* in diesem Reflex periodische Abwechselung der Kontraktionen und Erschlaffungen aufweist. Bei wenig andauernden Reizungen, wie dieses in meinen Versuchen der Fall war, kann der Reflex als monphasisch angesehen werden.

Muskeln, nämlich den Beugungsreflex einwirken. Dieser wird wie durch mechanische Reizung der Haut der Pfote unterhalb des Knies, so auch durch Reizung des N. peroneus oder des N. superficialis oder durch Reizung der Wurzeln IX u. X (nach Ecker) erzeugt. In diesem Reflex kontrahiert sich M. semitendinosus (die Reaktion des M. triceps besitzt einen weniger konstanten Charakter). Indem nun die Kontraktion des Semitendinosus auf diesem Wege zustande kommt, setzen wir jetzt den Abwischreflex in Gang: dieser Muskel fängt sogleich an zu erschlaffen (Myogr. I).

Der Abwischreflex mit seinen allen charakteristischen Merkmalen lässt sich nicht bloss durch mechanische Hautreizung im Rezeptivfeld, sondern auch durch elektrische Tetanisation (Induktionsströme, ein Paar Platinelektroden) der Hinterwurzeln oder der sensiblen Nerven, die von diesem Gebiete ausgehen, hervorrufen.

Für die Reizung dienten mir gewöhnlich: N. brachialis (in Myogrammen wird an der Linie Reizmarkirers durch *B* mit Hinzufügen von *d* oder *s*, dexter resp. sinister, angedeutet), N. cutaneus femoralis lateralis (*F. l.*), die dritte Hinterwurzel (III R. nach Ecker's Nomenklatur, was der II Wurzel der anatomischen Sachlage entspricht). Die Reizung wird immer durch das Sinken des Zeitmarkirers gezeichnet. Unmittelbar nach der Bezeichnung der gereizten Nerven giebt die erste Zahl eingeklammert die Reizfrequenz an (Stimmgabel, Metronom), die andere Zahl den Rollenabstand in cm. Die Muskelkurve des Triceps wird durch *T* und die des Semitendinosus durch *S* (wiederum mit Hinzufügen von *d* oder *s*) bezeichnet. Die Drehungsgeschwindigkeit des Zylinders bleibt ungefähr stets dieselbe: 1 Sek. = 15 mm.

Nachdem ich den Charakter des Abwischreflexes an einem gewissen Frosch bei dieser oder jener Reizart festgestellt hatte, wurde eine lokale Vergiftung des Rückenmarkes durch Strychnin vorgenommen. Das Rückenmark wurde aus dem Wirbelkanal vollkommen nicht herausgenommen; nachdem es genügend breit blossgelegt war, wurden allein die Eingeweide (zwecks Entblutung des Präparates) entfernt. Ein Stück Fliesspapier ungefähr 1 qumm. wurde mit Strychninlösung durchtränkt und auf einen dorsalen, evt. dorso-lateralen Punkt der einen oder der anderen Körperseite appliziert. Die Oberfläche des betreffenden

Rückenmarksbezirk wurde von vornherein von jeglicher Flüssigkeit sorgfältig abgetrocknet. Es ist leicht möglich sich zu überzeugen, ob die Giftlösung sich weiter ausbreitet oder nicht. Wenn die freie Oberfläche des Rückenmarkes trocken bleibt, so erhält sie bald ein lackiertes Aussehen. Dieses Merkmal kann uns also einen Hinweis dafür liefern, dass die Vergiftung tatsächlich lokal verbleibt. Ich benutzte Strychn. hydrochlor. von 0,04—0,5 ‰; im Frühling sind schon 0,01—0,02 ‰ hinreichend wirksam.

Den Gegenstand dieser Mitteilung bilden die Versuche mit lokaler Vergiftung: 1) in pars brachialis und 2) im Bereiche der VI—VIII Segmente des Rückenmarkes. Im ersten Falle haben wir mit dem Abwischreflex der längeren Reflexbogen (von der vorderen Extremität), im zweiten mit dem der kürzeren (speziell von der über *M. triceps* liegenden Haut) zu tun.

Der allgemeine Verlauf der Erscheinungen ist in beiden Fällen beinahe identisch. Die zentrale Tätigkeit des vergifteten Gebietes im Abwischreflex zeigt sich sowohl in Bezug auf peripherische Reizbarkeit der entsprechenden Rezeptivfelder, als auch auf die Intensität der reziproken Reaktionen im hohen Masse gesteigert. Es erfährt nämlich die Erregung des *Triceps* der vergifteten Seite und die des *Semitendinosus* der anderen, ebenso wie zugleich die Hemmung der beiden übrigen Muskeln eine starke Erhöhung und diese beiden Reaktionen werden jetzt nicht bloss durch schmerzhaften Hautreiz und durch elektrische Tetanisation der Nerven, sondern auch durch taktile Einwirkungen und durch einzelne Induktionsschläge hervorgerufen, das heisst durch Reize, die an normalen Tieren ohne Wirkung bleiben. (Die Myogramme III—VIII demonstrieren dieses Reaktionsbild. Myogramme III-A, III-B und V sind an Fröschen aufgenommen, bei denen die Vergiftung in pars brachialis an der linken Seite, in Myogr. IV aber an der rechten Seite ausgeführt war. Dabei wurde Myogramm III-A vor der Vergiftung und Myogramm III-B nach der Vergiftung von demselben Präparat gezeichnet. In allen diesen Myogrammen greift der Abwischreflex erst zu der Zeit ein als der Beugungsreflex (*N. peroneus*) schon in vollen Gänge

war. Myogramme VI, VII-A, VII-B und VIII sind bei Vergiftung im Gebiet der VI—VIII Segmente an der linken Seite des Rückenmarkes registriert.)

Es ist wichtig darauf hinzuweisen, dass die Abwischreaktion bei der schmerzhaften Hautreizung auch in diesem Falle wie gewöhnlich gerade auf die gereizte Hautstelle gerichtet ist.

Es sei dabei hinzuzufügen, dass im ausgebildeten Vergiftungsstadium das Hüftgelenk der vergifteten Seite und das Kniegelenk der anderen eine Neigung zu konstanter Beugung aufweisen, wogegen das Hüftgelenk der letzteren eine Neigung zu konstanter Extension bekundet. Dieser Zustand der Gelenke kann als eine tonische Aeusserung des Abwischreflexes angesehen werden.

Zu derselben Zeit erleidet die peripherische Sensibilität der Hinterextremitäten ausser dem Gebiet des Rezeptivfeldes des Abwischreflexes keine Veränderung, welche die Strychninvergiftung charakterisiert, da der Beugungsreflex seine gewöhnliche Erregbarkeit beibehält.

Mit Rücksicht auf die letztere Tatsache gelange ich zu dem folgenden Schlusse: die koordinierenden Apparate der Reflexbogen für die Abwischbewegung, die durch die III—VIII Hinterwurzeln in Erregung versetzt werden, sind im Gebiete der entsprechenden Rückenmarkssegmente gelegen und funktionieren unabhängig von dem Koordinationsapparate der Reflexbogen der Beugung, die durch IX—X Wurzel erregt werden; der letztere Apparat muss dagegen in das Gebiet des IX—X Segmentes verlegt werden und es funktioniert derselbe unabhängig vom Koordinationsapparate des Abwischreflexes.

An manchen im Gebiete der VI—VIII Segmente vergifteten Präparaten beginnt die höchst gesteigerte reziproke Reaktion des Abwischreflexes in späteren Versuchsstadien Störungen in ihrem regelmässigen Verlaufe aufzuweisen. Kontraktionen lassen sich auch am Semitendinosus der entsprechenden Seite und am Triceps der anderen, das heisst an den für gewöhnlich gehemmten Muskeln, beobachten. In solchen Fällen der höchsten Auflösung der antagonistischen Reaktionen äussert die Kontraktion des ersteren Muskels (semit.) ihrer Amplitude nach einen gewissen Parallelismus mit der Kontraktion desselben Muskel bei Reizung im Rezeptivfelde der Beugung. (Myogramm X. Hier zeigen Kurven A. u. B. das Reaktions-

bild bei Reizung des Receptivfeldes der Abwischbewegung und C — der Beugung.)

Bei einem geringen Grade der Störungen in den reziproken Reaktionen, wo am Semitendinosus der Reizseite bloss eine Kontraktion von geringer Amplitude sich beobachten lässt (so ein Zustand kann aber manchmal bis zum völligen Verschwinden der Reflextätigkeit weiter fortbestehen), lässt es sich nachweisen, dass hier gleichzeitig mit der Erregung des Semitendinosus auch eine gewisse Hemmung dieses Muskels mit im Spiele ist. (Myogr. IX-A, wo der Nerv aus dem Receptivfeld der Abwischbewegung gereizt wird, ohne Hervorrufung des Beugungsreflexes und Myogr. IX-B, das bei letzterer Bedingung aufgenommen ist.)

Die beschriebenen Störungen der reziproken Innervation müssen, was den Semitendinosus anbelangt, den obigen Tatsachen zufolge einer Erregung der koordinierenden Apparate der Beugung zugeschrieben werden, welche durch die von der primär erregten vergifteten Region und folglich zum Teil von den koordinierenden Elementen des Abwischreflexes irradierten Impulse bedingt wird.

An einigen Präparaten bei Vergiftung im Gebiete von VI—VIII Segmenten äussert auch die reflektorische Reizung der Vorderextremitäten eine ansehnliche Erregbarkeitszunahme; doch bleiben auch jetzt taktile Reize sowie einzelne Induktionsschläge am N. brachialis ohne jeglichen Erfolg.

Auch hier kann man beobachten, dass die zunächst höchst gesteigerte reziproke Tätigkeit sich später gestört erweist, und zwar in derselben Nacheinanderfolge der Veränderungen, wie dies sich durch Reizung des N. cut. fem. lat. oder der Haut über dem Triceps feststellen lässt. Was die Interpretation dieser Veränderungen anbelangt, so kann man annehmen, dass dieselben auch durch die sekundäre Erregung der im VI—VIII Segment gelegenen Elemente zustande kommen. Es ist nämlich charakteristisch, dass bei intakten, das heisst nichtoperierten Extremitäten die durch Reizung der Haut an vorderen Extremitäten ausgelöste reflektorische Bewegung sich gerade auf das Rezeptivfeld des vergifteten Gebietes richtet.

Es ist schon oben hervorgehoben worden, dass, wenn die Vergiftung im Gebiete von VI—VIII Segmenten einwirkt, die

Reizung des rezeptiven Feldes der Beugung gewöhnlich bloss eine Beugungsreaktion hervorruft. Jedoch unter einigen Bedingungen, nämlich: 1) bei höherer Erregbarkeit der koordinierenden Elemente des Beugungsreflexes, 2) bei bedeutender Strychninvergiftung im Gebiete von VI—VIII Segmenten und 3) nach einem vorangehenden Ruhestadium lässt sich der Abwischreflex durch Reizung des N. peroneus hervorrufen. (Myogr. XI-A, XI-B; das erste Myogramm ist bald nach der Applikation des Giftes, das zweite in einem fortgeschrittenen Vergiftungsstadium an demselben Frosch aufgenommen worden.) In solchen Fällen zeigt der Semitendinosus eine sehr depressive Kontraktion, während der Triceps sich stark kontrahiert.

Es verdient der Beachtung, dass eine solche stark abgeschwächte Kontraktion in demselben Versuchsstadium keinen Platz hat, wenn der Abwischreflex durch Reizung des N. cut. fem. lat. erzeugt wird: im letzteren Falle äussert der Semitendinosus eine reine Hemmung. Ausserdem ist es noch zu bemerken, dass die reflektorische Reizschwelle für den N. peron. keine Erregbarkeitssteigerung aufweist, und zwar bleibt ein einzelner Induktionsschlag auch jetzt ohne jeden Erfolg. Aus diesen Gründen lässt sich der Schluss ziehen, dass der von hier ausgelöste Abwischreflex durch eine Irradiation der Impulse aus den koordinierenden Elementen der Beugung in das Vergiftungsgebiet zustande kommt.

Alle hier beschriebenen Versuche führen mich in Bezug auf die gegenseitige Beeinflussung verschiedener koordinierender Zentren zu dem folgenden Schlusse: wenn ein bestimmter koordinierender Apparat in Erregung versetzt wird, so können die hier entstehenden Erregungen auch andere koordinierenden Apparate in ihren Reaktionsbereich heranziehen. Dieses geschieht leichter für diese anderen Apparate, wenn dieselben entweder zu einem und demselben Reflextypus zugehören, oder wenn diese Elemente in anatomischer Nachbarschaft von den primär erregten Zentren gelegen sind. So liegt für den ersten Fall ein Beispiel darin vor, dass wenn das Gebiet von VI—VIII Segmenten vergiftet ist, die erregende Einwirkung der durch Pars brachialis bedingten Impulse auf diesen vergifteten Bezirk auf mehreren Präparaten nachzuweisen ist; während die Hervorrufung der reflektorischen Tätigkeit desselben vergifteten Rückenmarksbezirkes durch Reizung des N. peroneus (d. h.

vom Beugungsfelde) zu ihrer Betätigung besonders günstiger Bedingungen bedarf. Für den zweiten Fall finden wir ein Beispiel in dem Umstande, dass Beugungseffekte unvergleichbar leichter durch Erregungen, die im Vergiftungsgebiete von VI—VIII Segmenten, als durch solche, die im vergifteten Brachialisgebiete entstehen, zustande kommen. Ein weiteres Beispiel dafür: wenn die Erregung primär im Gebiete des Beugungsreflexes (IX—X Segment) entsteht, so kann ihre Irradiation in Bezug auf das vergiftete Gebiet von VI—VIII Segmenten zur Geltung gelangen, während das nämliche sich nie beobachten lässt, wenn die Vergiftung im Gebiet der P. brachialis einwirkt.